

**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *MANACUS MANACUS* EN COLOMBIA:
¿INTERACCIÓN ENTRE AISLAMIENTO Y AMBIENTE?**

CHRISTIAN CAMILO MORALES LUGO

**Trabajo de grado como requisito parcial para optar al título de
Biólogo**

Director

JUAN PABLO GÓMEZ

PhD. Física de Altas Energías

Co-director

JUAN LUIS PARRA VERGARA

PhD. Ecología y Evolución

UNIVERSIDAD DEL TOLIMA

FACULTAD DE CIENCIAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

BAGUÉ-TOLIMA

2017



UNIVERSIDAD DEL TOLIMA
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE BIOLOGIA

FORMULARIO PARA EVALUACIÓN DE TRABAJOS DE GRADO

1. TITULO DEL TRABAJO:

VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Manacus manacus* EN COLOMBIA:
¿INTERACCIÓN ENTRE AISLAMIENTO Y AMBIENTE?

2. NOMBRE DE LOS ESTUDIANTES (INCLUIR CODIGO ESTUDIANTIL)
Christian Camilo Morales Lugo (070100482012)

3. NOMBRE DEL DIRECTOR (ES) Y CODIRECTOR(ES)
Director Juan Pablo Gómez (U. de Florida)
Co-Director Juan Luis Parra (Universidad de Antioquia)

4. CALIFICACIÓN DEL INFORME ESCRITO (ESCALA DE 1 A 5) EQUIVALENTE AL 60 %

ASPECTOS A CALIFICAR	CALIFICACIÓN NUMERICA	CALIFICACIÓN EN LETRAS
Congruencia entre los objetivos y el desarrollo del trabajo	4,5	Cuatro Cinco
Adecuación de la Metodología a la solución del problema	4,5	Cuatro Cinco
Aporte(s) al conocimiento	4,5	Cuatro Cinco
Presentación del documento	4,5	Cuatro Cinco

Nota: Los ítems 1-4 diligenciados, se devuelven con el documento. Los otros se completan en la sustentación

5. SUSTENTACION (ESCALA DE 1 A 5) EQUIVALENTE AL 40%

ASPECTOS A CALIFICAR (Se tienen en cuenta a todos los integrantes)	CALIFICACIÓN NUMERICA	CALIFICACIÓN EN LETRAS
Dominio del Tema	4,5	Cuatro Cinco
Manejo de Recursos Audiovisuales	4,5	Cuatro Cinco
Capacidad de Síntesis	4,5	Cuatro Cinco
Suficiencia para responder preguntas	4,5	Cuatro Cinco

FIRMA DEL JURADO Sergio Forada P. FECHA 16 nov 77



UNIVERSIDAD DEL TOLIMA
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE BIOLOGIA

FORMULARIO PARA EVALUACIÓN DE TRABAJOS DE GRADO

1. TITULO DEL TRABAJO:
**VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Manacus manacus* EN COLOMBIA:
¿INTERACCIÓN ENTRE AISLAMIENTO Y AMBIENTE?**

2. NOMBRE DE LOS ESTUDIANTES (INCLUIR CODIGO ESTUDIANTIL)
Christian Camilo Morales Lugo (070100482012)

3. NOMBRE DEL DIRECTOR (ES) Y CODIRECTOR(ES)
Director **Juan Pablo Gómez** (U. de Florida)
Co-Director **Juan Luis Parra** (Universidad de Antioquia)

4. CALIFICACIÓN DEL INFORME ESCRITO (ESCALA DE 1 A 5) EQUIVALENTE AL 60 %

ASPECTOS A CALIFICAR	CALIFICACIÓN NUMERICA	CALIFICACIÓN EN LETRAS
Congruencia entre los objetivos y el desarrollo del trabajo	5	Cinco
Adecuación de la Metodología a la solución del problema	5	Cinco
Aporte(s) al conocimiento	5	Cinco
Presentación del documento	5	Cinco

Nota: Los ítems 1-4 diligenciados, se devuelven con el documento. Los otros se completan en la sustentación

5. SUSTENTACION (ESCALA DE 1 A 5) EQUIVALENTE AL 40%

ASPECTOS A CALIFICAR (Se tienen en cuenta a todos los integrantes)	CALIFICACIÓN NUMERICA	CALIFICACIÓN EN LETRAS
Dominio del Tema	5	Cinco
Manejo de Recursos Audiovisuales	5	Cinco
Capacidad de Síntesis	5	Cinco
Suficiencia para responder preguntas	5	Cinco

FIRMA DEL JURADO _____ FECHA **15-11-2017** _____

A mis padres, quienes desde siempre me han brindado el apoyo y la confianza para trabajar por lo que me apasiona y han sido ejemplo de lucha constante.

A mi hermana que con su bondad ha permitido que tenga la oportunidad de seguir mis sueños. A mi familia, este trabajo es el producto de innumerables ocasiones en las que su ejemplo me motivó a labrar un camino en la ciencia. Que este sea el primer paso de muchos encaminados al quehacer académico en la familia. Finalmente, a mis amigos, y a todos los que creemos que la ciencia es el camino.

AGRADECIMIENTOS

Ante todo, mis más sinceros agradecimientos a mis asesores Juan Pablo y Juan Luis por confiar en mí y brindarme la oportunidad de aprender junto a ellos. Por su paciencia y valiosa dedicación durante el proyecto. A cada uno de los miembros del Laboratorio de Ecología y Evolución de vertebrados por su hospitalidad durante mi estadía en Medellín. A Gustavo Londoño y Sergio Losada por su contribución con medidas. A los curadores de las colecciones biológicas por su recibimiento y colaboración durante mi visita. A Estefanía Guzmán y Daniela Bedoya mil gracias por su ayuda a la hora de medir los especímenes en los museos. Al grupo de estudio de Evolución por mantener siempre viva la motivación de aprender y divulgar la biología evolutiva en la universidad.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	12
1. OBJETIVOS	15
1.1. OBJETIVO GENERAL	15
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
2. MARCO TEÓRICO	16
2.1. AISLAMIENTO POR DISTANCIA	16
2.2. AISLAMIENTO POR AMBIENTE	16
2.3. HIBRIDACIÓN Y ZONAS DE CONTACTO	17
2.4. USO DE SIG EN ESTUDIOS EVOLUTIVOS	17
3. METODOLOGÍA	19
3.1. ORGANISMO DE ESTUDIO	20
3.2. DATOS MORFOLÓGICOS Y DELIMITACIÓN DE POBLACIONES	21
3.3. VARIACIÓN MORFOLÓGICA	23
3.4. VARIABLES PREDICTORAS	23
3.4.1. Aislamiento geográfico	23
3.4.1.1. Modelamiento de nicho climático	24
3.4.2. Caracterización ambiental	25
3.5. MODELAMIENTO DE DISIILITUD GENERALIZADA	26
3.5.1. Análisis de gradientes ambientales	27
3.6. PRUEBAS DE SOLAPAMIENTO; EQUIVALENCIA DE NICHOS Y GDM POR SUBESPECIE.	28
3.7. ZONAS DE CONTACTO	29
4. RESULTADOS	31

4.1. VARIACIÓN MORFOLÓGICA	31
4.2. MODELAMIENTO DE DISIMILITUD GENERALIZADA	32
4.2.1. Análisis de gradientes ambientales	33
4.3. PRUEBAS DE NICHOS Y GDM POR SUBESPECIE	35
4.3.1. Pruebas de solapamiento y equivalencia de nicho	35
4.3.2. Gdm por subespecie	36
4.4. ZONAS DE CONTACTO	38
5. DISCUSIÓN	42
6. CONCLUSIONES	47
RECOMENDACIONES	47
REFERENCIAS	48
ANEXOS	59

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Esquema general de la metodología	20
Figura 2. Distribución de <i>Manacus manacus</i>	21
Figura 3. Ubicación de las poblaciones y zonas de contacto	22
Figura 4. Ubicación de las poblaciones en los distintos gradientes evaluados	28
Figura 5. Análisis de componentes principales variación morfológica	31
Figura 6. Comparación morfológica entre subespecies	32
Figura 7. Distancia fenotípica en función de la distancia ecológica	33
Figura 8. Análisis de componentes principales de los gradientes ambientales	35
Figura 9. Relación lineal entre el PC, la altitud y la precipitación	36
Figura 10. Representación gráfica del solapamiento ambiental entre subespecies	37
Figura 11. Relación entre las diferencias en el peso y el ambiente para <i>vitellinus</i>	40
Figura 12. Comparación de la variación morfológica en la zona de contacto	41

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Variables ambientales utilizadas en los análisis	29
Tabla 2. Resultados de los modelos GDM realizados	35
Tabla 3. Resultados de los modelos GDM para <i>M.m. manacus</i>	39
Tabla 4. Resultados de los modelos GDM para <i>M.m. vitellinus</i>	40
Tabla 5. Comparación en la SD de los diferentes caracteres en la zona de contacto	42

RESUMEN

Determinar los factores responsables de los patrones de variabilidad morfológica es una tarea fundamental para el entendimiento de la generación de biodiversidad. El aislamiento geográfico y por el ambiente son los dos procesos más importantes por medio de los cuales se genera la variabilidad morfológica en una especie. Un tercer proceso, es la expansión del rango geográfico que termina en contacto secundario entre poblaciones previamente aisladas. En este estudio, evaluamos la influencia del aislamiento geográfico y ambiental, además del rol de las zonas de contacto secundario sobre la variabilidad morfológica de *Manacus manacus*, una especie de ave neotropical ampliamente distribuida en Colombia. Con el fin de determinar la importancia de estos tres factores como generadores de diversidad morfológica, realizamos mediciones en campo y de especímenes de museo de cinco variables morfológicas de 254 individuos pertenecientes a 50 poblaciones distribuidas a lo largo del rango geográfico de *M. manacus* en Colombia. Encontramos que la geografía y el ambiente juegan un papel poco importante en la generación de variabilidad morfológica de esta especie. Sin embargo, el ambiente explicó una mayor proporción de la variabilidad que la geografía, específicamente a escalas geográficas menores. Los individuos en la zona de contacto fueron igualmente variables que individuos fuera de ella, indicando alto nivel de entrecruzamiento entre las subespecies. Nuestros resultados sugieren que existe una alta tasa de dispersión a lo largo de la distribución de la especie en Colombia; no obstante, en escenarios ambientales particulares el efecto de la dispersión se ve opacado permitiendo el mantenimiento de diferencias morfológicas entre poblaciones.

Palabras clave: aislamiento geográfico, aislamiento por ambiente, *Manacus manacus*, zonas de contacto

ABSTRACT

Determine the factors that are responsible of the phenotypic variation is a fundamental task to the understanding of the biodiversity generation processes. The isolation by distance and the isolation by environment are the most common patterns through which the morphological variation is generated. A third process, is the distribution range expansion that drives to secondary contact between populations previously isolated. In this study, we evaluated the influence of geographic isolation, environmental isolation and the contact zones over morphological variation of *Manacus manacus*, a neotropical bird widely distributed in Colombia. For determine the importance of this three factors as generators of morphological diversity, we made field and museum measurements of five morphological characters of 254 individuals at 50 populations distributed across the geographic range of *M. manacus* in Colombia. We found that geography and environment play a less important role as generators of morphological variability in this specie. However, the environmental variation explained a major proportion of the variability than geography, specifically at lower geographic scales. The morphological variation of individuals inside the contact zona were almost equal to those outside of it, which indicates a high rate of interbreeding between subspecies. Our results suggest that exist a high dispersal rate across the distribution rate of the specie in Colombia. Nonetheless, in particular environmental scenarios the effect of dispersal is masked allowing the maintenance of morphological differences between populations.

Keywords: isolation by distance, isolation by environment, contact zones, *Manacus manacus*

INTRODUCCIÓN

Determinar los aspectos ambientales y geográficos que pueden ser responsables de la variación fenotípica es una tarea fundamental para el entendimiento de los patrones primarios que resultan en la diversificación, razón por la cual han sido el foco de estudios en ecología y evolución en las últimas décadas (Mayr, 1963; Slatkin, 1993; Schluter, 2001; Doebeli & Dieckman, 2003). Por lo general, se reconocen dos patrones importantes en la generación de variación morfológica entre poblaciones de una misma especie, el aislamiento por distancia (Wright, 1943) y el aislamiento por ambiente (Wang & Bradburd, 2014). Amplia evidencia ha sido recopilada sobre las características que definen ambos patrones en diferentes grupos de organismos (Rosenblum, 2006; Seehausen, 2008; Bolnick et al., 2009), lo que ha fortalecido la idea del efecto del aislamiento geográfico y la selección natural en el moldeamiento de la variación. No obstante, en el neotrópico existe una gran cantidad de escenarios ambientales y geográficos que carecen de estudios donde se evalúe el papel de estos mecanismos en la generación de diversidad fenotípica.

Se ha sugerido que aproximadamente el 99% de los eventos de especiación en aves se dieron a partir de la diferenciación de poblaciones geográficamente aisladas, de modo que el aislamiento geográfico se considera el primer paso hacia la generación de nuevas especies (Price, 2008; Smith et al., 2014). Las vocalizaciones, los patrones de coloración del plumaje, la forma y tamaño de los diferentes caracteres morfológicos (e.g tarso, cola, ala, pico) están sujetos a variación en el espacio. Aunque es posible que la variación sea producto de la plasticidad fenotípica (Rhime, 1992; Cheviron et al., 2008; Laursen & Moller, 2016), en algunos casos la variación ha sido explicada como resultado de la acumulación de mutaciones que llevan a la expresión diferencial del fenotipo en cada población en aislamiento. Las barreras geográficas reducen la migración interpoblacional, y evitan la homogenización de las poblaciones permitiendo su divergencia. Bajo este modelo el tiempo que permanezcan las poblaciones en aislamiento es el factor principal para que se acumulen diferencias (Price, 2008). La

calidad de la barrera geográfica (i.e. la capacidad física que tiene para impedir el movimiento de individuos a través de ella) y las habilidades de dispersión de la especie pueden a su vez incidir en el proceso de diferenciación (Burney & Brumfield, 2009; Smith et al., 2014; Sandoval et al., 2017). En estos casos por lo general la variación ocurre en pocos caracteres (e.g plumaje, canto) y las poblaciones, aunque lleven un largo tiempo aisladas pueden mostrar similitudes en sus características morfológicas y ecológicas debido a que la diferenciación corresponde a un proceso estocástico y no de selección natural (Lanyon & Omland, 1999).

Alternativamente, la variabilidad en el ambiente puede desempeñar un papel importante en el desarrollo de nuevas variantes morfológicas. En casos en los que las especies poseen un rango de distribución amplio que incluye heterogeneidad ambiental, las poblaciones se enfrentan a distintas presiones de selección que son producto de las diferencias en las características bióticas y abióticas entre las localidades (Price, 2008). Estas condiciones ambientales contrastantes entre poblaciones juegan un papel importante en el origen de la variabilidad en los caracteres que tienen importancia ecológica (Schluter, 2001; Schluter, 2009). Por ejemplo, la morfología del pico está involucrada en la forma de alimentación de los individuos y pueden variar en respuesta a diferentes factores. Entre éstos se encuentran la presencia o ausencia de competidores (Fjeldsa, 1983) y la variación en la estructura de la vegetación o el tipo de recursos disponibles (Chaves et al., 2007); aunque también es posible que su morfología no se esté relacionada a factores ecológicos (Bright et al., 2016). A su vez, el tamaño corporal puede variar en función de las diferencias de temperatura entre poblaciones ya que individuos pequeños tienen una mayor relación superficie-volumen y por tanto son más eficientes en la termorregulación (James, 1970; Yamamoto et al., 2016). Finalmente, caracteres como la longitud del tarso y la longitud del ala están relacionados con el tipo y cantidad de cobertura vegetal de la localidad que habitan. En hábitats con mayor cobertura el tamaño del tarso aumenta y la longitud del ala tiende a disminuir, lo que se considera como una respuesta adaptativa en aras de aumentar la destreza en el forrajeo (Thomasssen et al., 2010a; Baldassarre et al., 2013)

Una tercera fuente de variación morfológica en poblaciones de una misma especie puede darse cuando poblaciones anteriormente aisladas se encuentran en zonas de contacto generadas por la expansión en los rangos de distribución (Arnold, 1997; Baldassarre, 2013; Harrison & Larson, 2016). La forma en la que se estructura la variación morfológica en la zona de contacto depende del grado de diferenciación logrado por las poblaciones antes del contacto secundario. Como consecuencia, la variabilidad morfológica alrededor de las zonas de contacto (1) disminuye debido a que no existe un amplio grado de diferenciación que evite la producción híbridos viables o (2) mantenerse e inclusive incrementar debido a una fuerte selección en contra de los híbridos (reforzamiento) (Arnold, 1997; Kruuk et al., 1999).

En Colombia se han estudiado exhaustivamente los patrones de diversificación de las aves y el efecto de los Andes y otras formaciones montañosas sobre éstos (Smith et al., 2014; Cadena et al., 2016). Sin embargo, estos estudios, en su mayoría, se han enfocado en determinar la efectividad de las barreras geográficas, dejando de lado el papel del ambiente como promotor de diversidad fenotípica. Colombia, está caracterizada por tener una gran variedad de ambientes (i.e variedad climática y ecosistémica) demarcada por gradientes ambientales presentes en las distintas formaciones montañosas (variación altitudinal) y en los valles interandinos del Cauca y el Magdalena (variación latitudinal). A pesar de esta gran variabilidad climática, a la fecha no hay estudios en el país que evalúen la relación entre variación morfológica de alguna especie con aspectos ambientales y geográficos simultáneamente. Este tipo de estudios permitirían dilucidar los mecanismos que generan y mantienen la variabilidad fenotípica a gran escala.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Comprender el efecto conjunto de la distancia geográfica, el ambiente y las zonas de contacto sobre la variabilidad fenotípica observada entre las poblaciones de *Manacus manacus* en su distribución trans-andina en Colombia.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la relación entre el aislamiento geográfico y la variación morfológica de las poblaciones de *Manacus manacus*.
- Evaluar la relación entre la variación ambiental y la variación morfológica entre poblaciones de *Manacus manacus*.
- Determinar el efecto de las zonas de contacto entre las subespecies de *Manacus manacus* sobre la variabilidad morfológica de las poblaciones adyacentes a éstas.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. AISLAMIENTO POR DISTANCIA

El término aislamiento por distancia, propuesto por Sewall Wright (1943) describe el patrón por el cual la diferenciación genética aumenta conforme lo hace la distancia geográfica. Explícitamente, la diferenciación genética entre poblaciones es el resultado del balance entre la deriva genética actuando dentro de cada población y el flujo genético entre poblaciones que trata de contrarrestar su efecto (Slatkin, 1993). En este caso el flujo génico está mediado por la capacidad de dispersión de los individuos de la especie, y esta a su vez se ve afectada por la presencia de barreras geográficas (i.e. montañas, ríos, valles) que impiden el movimiento de individuos entre poblaciones (Weir et al., 2015). Por lo tanto, el modelo de aislamiento por distancia predice una correlación entre la diferenciación genética y la distancia o el grado de aislamiento entre poblaciones (Wang et al., 2012).

En aves neotropicales, los procesos de diferenciación mediados por la presencia de barreras geográficas han estado claramente involucrados dentro de los distintos procesos de diversificación (Ribas et al., 2005). Principalmente el efecto de la cordillera de los andes y los distintos ríos de la cuenca del Amazonas, han sido los responsables de una gran cantidad de eventos de especiación (Brumfield & Burney, 2009; Winger & Bates, 2015). No obstante, el efecto del aislamiento geográfico no es uniforme en todas las especies, debido principalmente a las diferencias demográficas y a la capacidad de dispersión de cada grupo (Burney & Brumfield, 2009; Winger & Bates, 2015; Cadena et al 2016).

2.2. AISLAMIENTO POR AMBIENTE

El aislamiento por ambiente se define como un patrón en el cual la diferenciación genética aumenta conforme lo hacen las diferencias ambientales en los sitios donde

residen las poblaciones, independiente del grado de aislamiento geográfico (Sexton, 2013). De manera análoga al aislamiento por distancia, la diferenciación genética se da por el balance entre flujo genético y la 'deriva genética'; no obstante, el efecto de la deriva genética en este caso está dado por diferentes factores relacionados con el proceso de migración de individuos que promueve la diferenciación. Las características ambientales que difieren entre poblaciones pueden ser bióticas (i.e. cobertura vegetal, depredación) o abióticas (i.e. temperatura, humedad). Sin embargo, cabe aclarar que esta definición trata meramente de la descripción de un patrón y no tiene en cuenta los mecanismos biológicos que lo subyacen (Wang, 2012). Además, es necesario reconocer que en gradientes ambientales la diferenciación puede deberse también a plasticidad fenotípica, donde las diferencias son solo reflejo de la capacidad adaptativa de los individuos y no de las poblaciones (McKechnie et al., 2006; Tileman et al., 2003a; Tileman et al., 2003b)

Existen cuatro procesos por los cuales puede darse el aislamiento por ambiente, a pesar de que no son mutuamente excluyentes: 1) Selección natural en contra de los inmigrantes, cuando éstos están adaptados a ambientes diferentes, 2) selección sexual en contra de los inmigrantes, si existen diferencias entre poblaciones que se relacionan con la selección de pareja, 3) reducción del fitness de los híbridos, cuando la progenie de individuos de distintas poblaciones tiene aptitud reducida y 4) dispersión sesgada, si las preferencias ambientales de las poblaciones difieren y llevan a que la dispersión esté encaminada a un ambiente en particular (Wang & Bradburd, 2014)

2.3. HIBRIDACIÓN Y ZONAS DE CONTACTO

Una zona híbrida se puede definir como la región donde ocurren cambios fenotípicos o genotípicos, ya sea de manera paulatina o abrupta; lo que sugiere que son el lugar donde entidades previamente divergentes se encuentran y cruzan dando lugar a la hibridación (Harrison & Larson, 2016). Existen dos escenarios por los cuales pueden darse la formación de una zona de contacto: 1) Variación in situ a lo largo de un gradiente ambiental, lo que se conoce como intergradación primaria, y 2) cuando poblaciones divergentes entran en contacto al expandir su rango de distribución, conocido como

contacto secundario. Este último es el mecanismo que se ha atribuido a la mayoría de casos, aun cuando resulta difícil discernir entre los dos mecanismos debido a que, dependiendo de la escala temporal los resultados pueden ser similares (Endler, 1977).

La estructura de la zona híbrida, es decir, la forma en la que los cambios fenotípicos o genotípicos se distribuyen en el espacio permite deducir parte de los procesos que están involucrados en el mantenimiento de estas zonas (Harrison, 1990). En gran parte de los casos, las zonas híbridas corresponden a lo que se conoce comúnmente como 'zonas de tensión' (Key, 1968), que son regiones estrechas mantenidas por el balance entre dispersión y selección en contra de los híbridos. En este sentido, la estructura de la zona híbrida es en esencia un cambio abrupto desde las características propias de la especie A hasta las de la especie B (Harrison & Larson, 2016). La intensidad del cambio dentro de la zona de contacto depende de la intensidad de la selección en contra de los híbridos, si se asume que la dispersión es la misma para las especies parentales. Estas características hacen de las zonas de contacto 'laboratorios vivos' donde es posible estudiar procesos de divergencia y especiación (Harrison, 1990).

2.4. USO DE SIG EN ESTUDIOS EVOLUTIVOS

El entendimiento de los distintos patrones y procesos evolutivos requieren la consideración de la variación en las características abióticas (i.e. temperatura, precipitación, altitud), aunque teóricamente son siempre consideradas (Schluter, 2001), en la práctica su aplicación resulta más complicada. Afortunadamente, últimamente se han desarrollado una gran cantidad de Sistemas de Información Geográfica (SIG), que son en esencia mapas de variables ambientales; que han permitido la incorporación de esta información dentro de estudios evolutivos (Kozak et 2008). A partir de la georreferencia de una localidad es posible tener datos de una gran cantidad de variables ambientales que pueden ser relacionadas con variables genéticas, morfológicas o fisiológicas para responder preguntas en biología evolutiva.

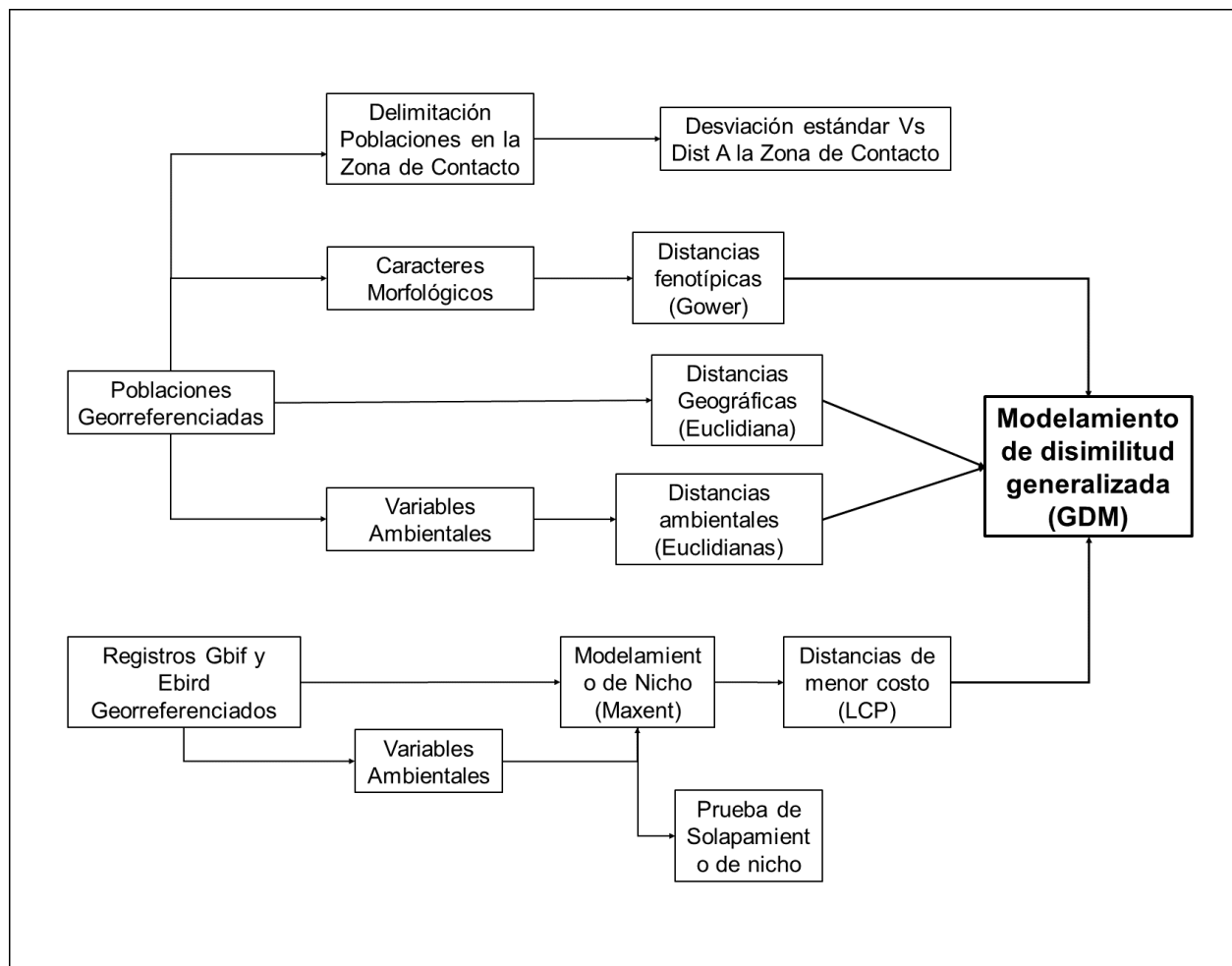
Los SIG son contruidos principalmente a partir de dos métodos: 1) interpolación espacial y 2) sensores remotos. El primero es un procedimiento estadístico para estimar valores en lugares que no han sido muestreados a partir de localidades muestreadas (i.e. estaciones climáticas) que se encuentran cerca de estos lugares (Kozak et al., 2008). El ejemplo más claro de este procedimiento es la base de datos de temperatura y precipitación de WorldClim. Hijmans y colaboradores (2005) lograron determinar a escala global 19 variables relacionadas con temperatura y precipitación a partir de 50.000 estaciones de precipitación y 25.000 de temperatura alrededor del globo. Por lo tanto, ahora es posible determinar las condiciones de temperatura y precipitación de casi cualquier punto en el planeta. El segundo método emplea aeronaves o sensores anclados a satélites que miden la variación en el espacio electromagnético que luego es usada para generar imágenes de muy alta resolución. El proyecto EarthEnv ha conseguido con la ayuda de múltiples expertos en sensores remotos, construir capas de alta resolución de nubosidad (Wilson & Jetz, 2016), heterogeneidad de hábitat (Tuanmu & Jetz, 2015), altitud (Robinson et al., 2014), cobertura vegetal (Tuanmu & Jetz, 2014) y variables de hábitats de agua dulce (Domisch et al., 2015).

A partir de estas variables y muchas otras que están disponibles libremente en línea ha sido posible responder preguntas relacionadas con el efecto de barreras ambientales sobre la dispersión y el flujo génico (Richie et al., 2001, Kozak & Wiens, 2006), el rol del ambiente sobre los patrones de diferenciación genética y/o morfológica (Baldassarre et al., 2013, Thomassen et al., 2010) o los factores ambientales que determinan el origen y mantenimiento de las zonas híbridas (Morales-Rozo et al., 2014). Por lo tanto, en los últimos años el uso de Sistemas de Información Geográfica se ha indispensable a la hora de realizar trabajos que busquen determinar precisamente los factores que influyen la generación de diversidad biológica.

3. METODOLOGÍA

Para evaluar las hipótesis de aislamiento (geográfico y ambiental) y zonas de contacto se usaron distintos métodos que se relacionan tal como lo ilustra la figura 2. A partir de las poblaciones muestreadas, construimos tres matrices de distancia para medir las diferencias morfológicas, ambientales y geográficas entre poblaciones, las relaciones entre estas matrices fueron analizadas con el modelo de disimilitud generalizada.

Figura 1. Esquema general de la metodología empleada



Fuente: Autor.

A continuación, se explica de manera sistemática cada uno de los pasos que se siguieron, desde la colecta de datos hasta los análisis de variación morfológica.

- a)** Colecta de datos de morfología georreferenciados. Estos fueron colectados a partir de trabajo de campo en localidades específicas y visitas a colecciones de museo.
- b)** Una vez establecidas las localidades, se definió como una población a todas aquellas localidades que se encontraban dentro de un radio de 10 km.
- c)** Se calcularon las distancias fenotípicas entre poblaciones como distancias de Gower utilizando el promedio de cada carácter por población.
- d)** Para representar gráficamente la variación morfológica de *Manacus* realizamos un análisis de componentes principales con las medidas de ala, cola, tarso y culmen expuesto de cada población.
- e)** Caracterización ambiental de las poblaciones utilizando las variables climáticas de WorldClim que no están correlacionadas en el área de estudio (6 variables).
- f)** Calculo de la diferenciación ambiental entre las poblaciones. Utilizando la información ambiental fue calculada la distancia climática entre poblaciones (euclidiana).
- g)** Definición del grado de aislamiento por distancia entre poblaciones. La distancia geográfica fue calculada de dos formas.
 - a.** Utilizando distancia euclidiana, la cual es la distancia en línea recta entre dos poblaciones.
 - b.** Utilizando distancia de menor costo. La distancia de la ruta menos costosa entre dos poblaciones por medio de la cual los individuos de *M. manacus* tengan alta probabilidad de dispersión.
 - i.** Para el cálculo de la distancia de menor costo era necesario determinar las condiciones ambientales que se relacionan con la dispersión de *Manacus*, para tal fin construimos un modelo de nicho a partir de registros de presencia extraídos de las bases de datos de Gbif y Ebird y variables ambientales tomadas de WorldClim. El modelo predice cual es la probabilidad de una especie de estar presente en una localidad dadas las condiciones climáticas de esa localidad y la preferencia

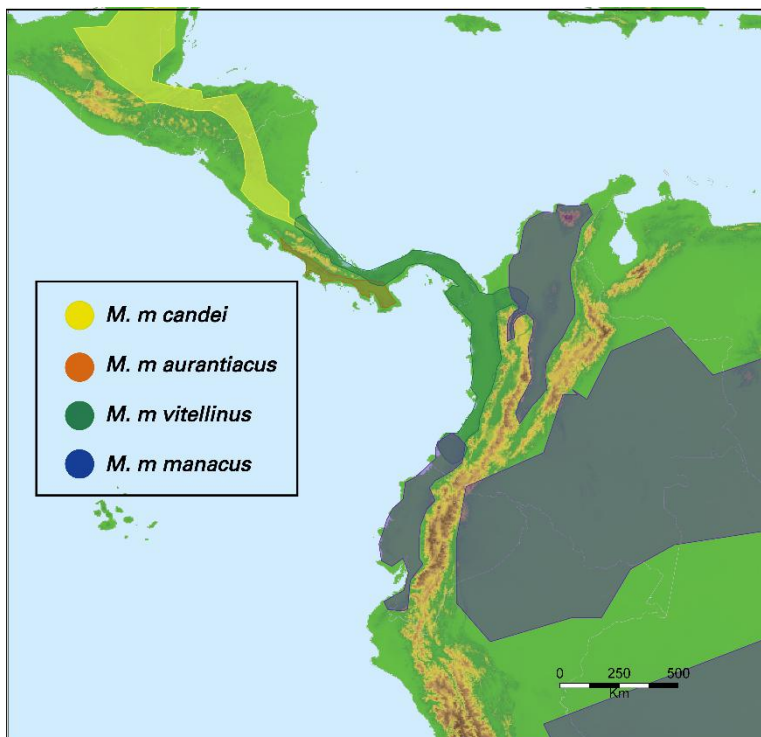
ambiental de la especie. De esta forma, la distancia de menor costo fue calculada como la distancia de la ruta menos costosa entre dos localidades a través de la cual el modelo de nicho predice una mayor probabilidad de presencia de la especie.

- h) Para entender como las distancias geograficas y ambientales explican la variabilidad morfológica en *M. manacus* en Colombia, se construyó un modelo de desemejanza generalizado utilizando la matriz de distancias fenotípicas, la matriz de distancias ambientales y geográficas (euclidiana y de menor costo por separado). Además, realizamos los mismos modelos tomando las poblaciones de cada subespecie por separado y evaluamos el efecto del ambiente sobre la morfología en gradientes ambientales específicos
- i) Para determinar si las subespecies de *Manacus* responden de manera independiente al ambiente realizamos una prueba de solapamiento de nicho, y luego construimos modelos GDM separando a cada subespecie.
- j) Para evaluar el efecto de las zonas de contacto sobre la morfología definimos geográficamente las zonas de contacto de las subespecies de *Manacus* en Colombia. Posteriormente agrupamos las poblaciones que estaban dentro de la zona de contacto (< 150km) y aquellas fuera de la zona de contacto (>150km y <300 km) y comparamos la variación fenotípica entre estos dos grupos.

3.1. ORGANISMO DE ESTUDIO

Manacus manacus (Familia: Pipridae) es una especie frugívora de amplia distribución, común en bosques húmedos a secos de tierras bajas hasta 1200m de elevación. Se distribuye desde Costa Rica hasta el sur de Brasil y se encuentra dividida en cuatro subespecies según Remsen (2016): *M.m. aurantiacus*, *M.m. candei*, *M.m. vitellinus*, y *M.m. manacus*, diferenciadas por sus patrones de coloración (Figura 1). No obstante, la escasa evidencia molecular no ha permitido esclarecer el estado taxonómico de manera precisa (Brumfield & Braun, 2001), por lo que otros autores han decidido definir a cada subespecie como un linaje independiente (Snow, 2017a; Snow, 2017b).

Figura 2. Distribución de las distintas subespecies de *Manacus manacus*.



Fuente: Autor. Distribuciones tomadas de <http://neotropical.birds.cornell.edu/>.

En Colombia habitan las subespecies *vitellinus* y *manacus*, la primera se distribuye en el pacífico y parte del valle del río Cauca desde la frontera con Panamá hasta el departamento del Cauca donde habita los estratos medios del bosque lluvioso. La subespecie *manacus* se distribuye al oeste de los andes en la cordillera central -desde la costa caribe ingresando por ambos valles interandinos y al oeste de la cordillera occidental habita en las tierras bajas del departamento de Nariño en donde se encuentra en bosques secos. Al este de los andes se distribuye desde la ladera oriental de la cordillera oriental hasta las amazonas (Birdlife, 2016). Además de su amplia distribución, Brumfield & Braun (2001) hacen referencia a dos zonas de contacto entre distintas poblaciones de las subespecies que habitan en Colombia, una ubicada al noroccidente entre los departamentos de Antioquia y Córdoba y otra ubicada en el pacífico en el departamento del Cauca.

Gracias a su amplia distribución, es posible encontrar poblaciones de *Manacus manacus* en una gran variedad de condiciones ambientales, algunas de ellas separadas por las cordilleras y/o los valles interandinos, lo que ofrece una gran cantidad de escenarios naturales donde evaluar la variación morfológica. Además, debido a la presencia de dos zonas de contacto entre las subespecies *M. m. manacus* y *M. m. vitellinus* en Colombia, es posible evaluar el efecto estas zonas de contacto en la variación de las poblaciones adyacentes.

3.2. DATOS MORFOLÓGICOS Y DELIMITACIÓN DE POBLACIONES

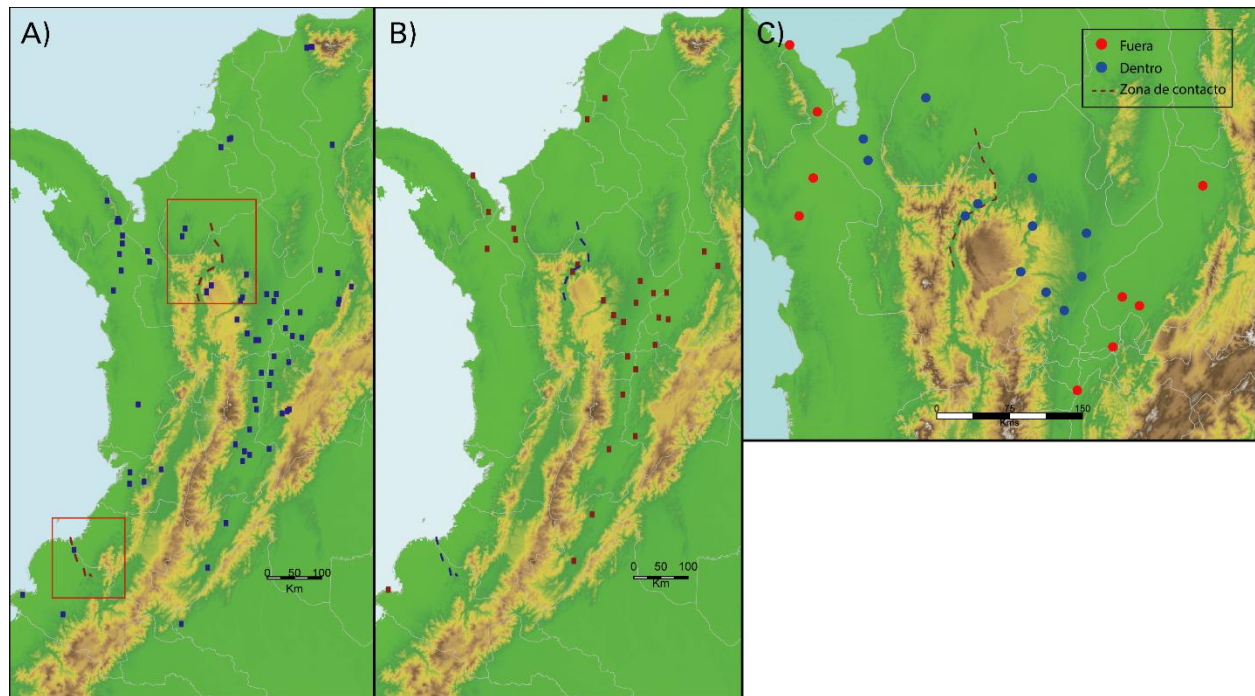
Con el fin de medir la variación morfológica en poblaciones de *M. manacus* en Colombia, obtuvimos medidas de 5 caracteres (ala, cola, tarso, culmen expuesto y masa corporal), que están relacionados con el éxito reproductivo y la ecología de los individuos (Milá et al., 2009). Las medidas fueron obtenidas mediante capturas por redes de niebla y especímenes de *Manacus manacus* depositados en distintas colecciones biológicas del país (Anexo 2) distribuidas en 84 localidades y 320 individuos. Solo tuvimos en cuenta los especímenes de museo que tuvieran una georreferencia asignada o información suficiente acerca de su localidad para asignar una coordenada confiable. Para los individuos capturados en el campo, la georreferencia de las localidades fue tomada directamente al momento de realizar la medición de los individuos.

En total, obtuvimos medidas para los caracteres ala, cola, tarso y culmen expuesto de 81 localidades y 285 individuos. De la totalidad de individuos medidos, solamente 205 pertenecientes a 47 localidades contaban con información del tamaño corporal.

Para delimitar las poblaciones agrupamos las localidades que estaban a menos de 10km de distancia entre sí, asignando la coordenada como el promedio de las coordenadas de las poblaciones agrupadas (centroide) y solo tuvimos en cuenta para los análisis las poblaciones representadas por más de dos individuos. Finalmente, los análisis fueron realizados con medidas de cola, tarso y culmen expuesto de 254 individuos en 50

poblaciones (Figura 3A), y 184 individuos de 29 poblaciones para los análisis del tamaño corporal como se muestra en la Figura 3B.

Figura 3. Ubicación de las poblaciones y la demarcación de las zonas de contacto evaluadas (recuadro rojo) con las que realizamos el GDM. **A)** Poblaciones usadas para evaluar la variación de los caracteres ala, cola, culmen expuesto, tarso y el modelo general. **B).** Poblaciones utilizadas para evaluar la variación en el tamaño corporal. **C)** Poblaciones utilizadas para evaluar el efecto de la zona de contacto.



Fuente: Autor

Para calcular la distancia fenotípica entre poblaciones, obtuvimos primero el promedio del valor de cada carácter fenotípico por población y luego utilizamos el algoritmo Gower para calcular la matriz de distancia fenotípica entre poblaciones para cada carácter y otra tomando todos los caracteres en conjunto. Preferimos utilizar las distancias de Gower en lugar de las euclidianas debido a que era necesario que los rangos de los valores de distancia fenotípica estuviesen entre 0 y 1, condición que no es posible obtener con las distancias euclidianas, no obstante, verificamos que las dos medidas de distancia estuviesen correlacionadas para nuestro conjunto de datos. La matriz de distancias

fenotípicas fue calculada con el paquete FD de R (Laliberté & Legendre, 2010; Magurran & McGill, 2011).

3.3. VARIACIÓN MORFOLÓGICA

Con el fin de visualizar la variación morfológica de *Manacus* obtenida a partir de las poblaciones muestreadas, realizamos un análisis de componentes principales (PCA) para las medidas de ala, cola, tarso y culmen expuesto de 254 individuos para 50 poblaciones. El análisis fue realizado con el logaritmo natural de las medidas para asegurar la distribución normal de los datos.

3.4. VARIABLES PREDICTORAS

3.4.1. Aislamiento geográfico. Para definir el grado de aislamiento geográfico entre las poblaciones anteriormente mencionadas se tomaron dos medidas de distancia. 1- La distancia euclidiana que hace referencia a la distancia más corta entre dos poblaciones, la cual fue calculada a partir de la georreferencia de cada población. 2-la distancia de menor costo (LCP en inglés) que se refiere al camino más corto entre pares de poblaciones donde se tiene en cuenta atributos del paisaje (i.e. cobertura, elevación, barreras geográficas) que pueden impedir la dispersión, tales como barreras geográficas (McRae, 2006; Van Etten, 2012). Para el cálculo de esta última se utilizó la proyección del modelo de nicho de *Manacus manacus* (ver detalles del modelamiento de nicho abajo), de modo que la distancia entre cada par de localidades estuvo representada como la ruta más corta demarcada por las celdas con mayor probabilidad de presencia. Los cálculos de las distancias fueron hechos con los paquetes *sp* (euclidiana) y *gdistance* (LCP) de R (Pebesma & Bivand, 2005; Van Etten, 2012).

3.4.1.1. Modelamiento de nicho climático. El modelamiento de la distribución de las subespecies de *Manacus manacus* presentes en Colombia fue realizado para determinar las preferencias ambientales y la distribución potencial de cada subespecie. Para construir los modelos de distribución, obtuvimos un total de 716 localidades (395 de

vitellinus y 321 de *manacus*) en donde alguna de las subespecies está presente. Las localidades fueron obtenidas de especímenes colectados y observaciones de campo depositadas en las bases de datos de Gbif y Ebird, teniendo solamente en cuenta aquellos registros en los que: 1) había una georreferencia asignada, 2) el nombre de la especie estaba bien asignado, 3) la localidad del registro coincidía con la georreferencia y 4) la altitud de la localidad (tomado a partir de la georreferencia) estaba dentro del rango de la especie.

Con el fin de limitar la predicción del modelo a áreas accesibles para la especie, delimitamos el área de dispersión potencial a aquellas ecorregiones propuestas por la WWF (Olson et al., 2001) donde hubo al menos un registro de la especie, adicionando también las ecorregiones adyacentes a éstas. Como variables predictoras utilizamos 19 variables ambientales relacionadas con temperatura y precipitación de WorldClim (Hijmans et al., 2005) y dos variables de nubosidad de <http://www.earthenv.org/> (Wilson & Jetz, 2016) a una resolución de 1 km². Con el fin de evitar sobre-estimaciones en el modelo debido a la colinearidad entre variables ambientales, calculamos los coeficientes de correlación de Spearman de los valores de las variables ambientales en el área de dispersión de la especie, y seleccionamos solamente las variables que tuvieron coeficientes menores a 0.6 entre sí (Tabla 1).

Para incorporar el efecto potencial del sesgo de muestreo en los registros generamos una superficie que intenta representar la distribución geográfica del esfuerzo de muestreo teniendo en cuenta 1. Proximidad a carreteras (Kadmon et al., 2004), y 2. Cantidad de registros de aves (Kramer et al., 2013). Para cuantificar la proximidad a carreteras utilizamos el mapa de carreteras tomado de <http://www.diva-gis.org/> y para cuantificar la cantidad de registros utilizamos el número de años donde al menos hubo un registro de cualquier especie de ave en el área de accesibilidad según los datos almacenados en el Gbif.

La capa de sesgo fue generada a la misma resolución de las variables climáticas (1 km²) y el valor de cada celda lo asignamos según la cantidad de años en los que se registró

alguna especie de ave dentro de la celda, agregando 1 al valor de cada celda si alguna carretera la cruzaba, al final los valores fueron escalados a un rango entre 0 y 1, de modo que celdas con valores cercanos a 1 indicaron mayor esfuerzo de muestreo y celdas cercanos a 0 indicaban poco esfuerzo de muestreo. Lo anterior permite establecer una distinción entre los sitios donde no hay registros de la especie que han sido muestreados y aquellos que no, lo que permite evitar un sesgo en la estimación del modelo.

El modelo de distribución potencial fue construido usando el algoritmo de máxima entropía implementado en el software MaxEnt 3.3 (Phillips et al., 2006). Este modelo compara el uso ambiental de la especie (registros de presencia) con la disponibilidad ambiental dentro del área accesible (registros de fondo), permitiendo controlar aspectos relacionados con el sesgo de muestreo. En nuestro caso, los modelos fueron construidos con 10.000 puntos del entorno y evaluados por validación cruzada.

3.4.2. Caracterización ambiental. Las variables ambientales utilizadas para caracterizar ambientalmente cada población fueron las mismas usadas para el modelamiento de nicho (Tabla 1). Para este análisis, excluimos las capas de nubosidad debido a que no representan confiablemente el ambiente de años anteriores al 2000, cuando muchos especímenes medidos fueron colectados, lo que puede llevar a una caracterización errada del ambiente. A diferencia de la resolución de las capas utilizadas para construir el modelo de nicho (1 km^2), en este caso las capas tenían una resolución de 10 km^2 (5 minutos de arco) acorde con la escala utilizada para delimitar las poblaciones.

Tabla 1. Variables ambientales utilizadas en el modelamiento de distribución y en el GDM.

Variable	Nombre	Fuente
Temperatura media anual	Bio1	WorldClim
Isotermalidad	Bio3	WorldClim
Rango de temperatura anual	Bio7	WorldClim
Precipitación anual	Bio12	WorldClim
Temporalidad en la precipitación	Bio15	WorldClim
Precipitación del trimestre más cálido	Bio18	WorldClim
Nubosidad media	Env1	Wilson & Jetz (2016)
Variación intranual en la nubosidad	Env2	Wilson & Jetz (2016)
Distancia de menor costo	DistCost	GPS
Altitud	SRTM	Jarvis et al (2008)

3.5. MODELAMIENTO DE DISIMILITUD GENERALIZADA (GDM)

El efecto de la distancia (geográfica y de menor costo) y las variables ambientales sobre la variación morfológica fue evaluado a partir del método de modelamiento de desemejanza generalizada (GDM). El GDM es una extensión de la regresión de matrices que permite integrar efectos lineares y no lineares con el fin de determinar cuáles variables predicen mejor las diferencias en el fenotipo entre las poblaciones (Ferrier et al., 2007).

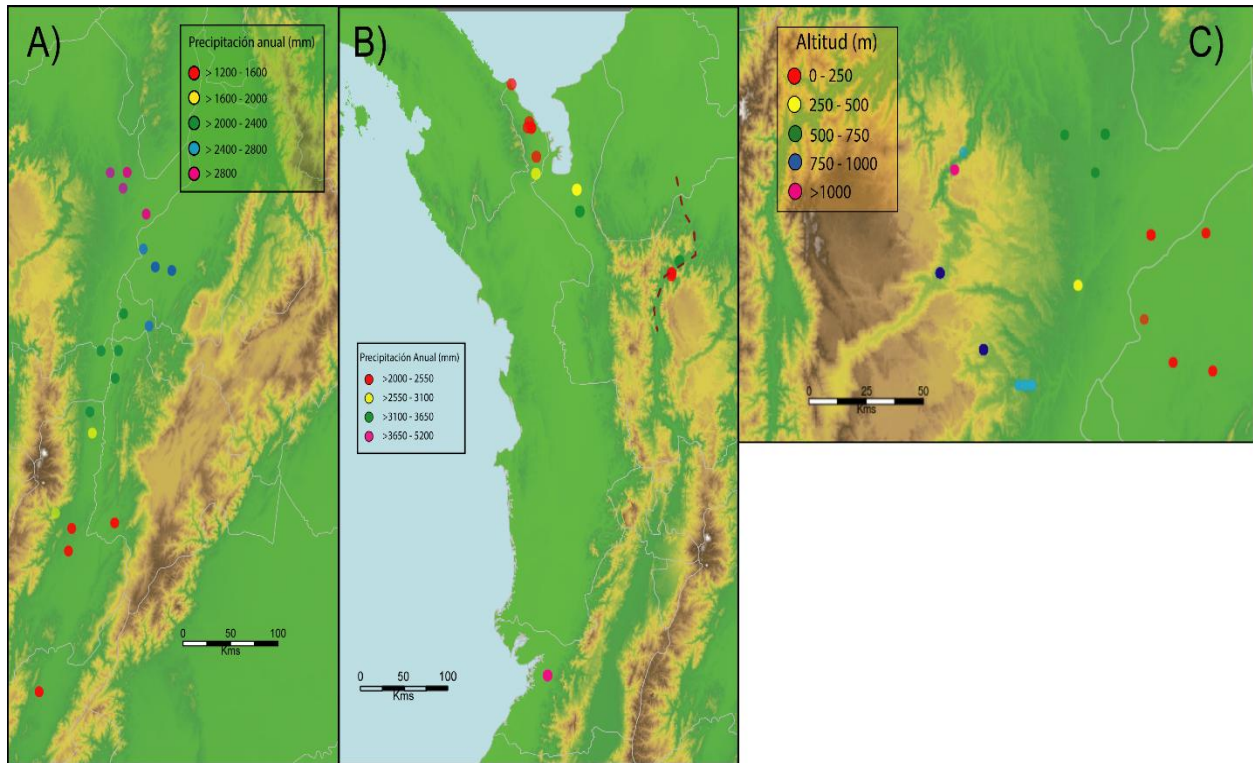
Con el fin de cumplir el primer objetivo principal de este estudio construimos tres modelos: 1) sólo las características ambientales como variables predictoras, 2) solo las distancias geográficas (euclidianas y de costo por separado), 3) un modelo general donde todas las variables predictoras se incluyeron en conjunto. Con el fin de determinar cuál es el modelo que mejor se ajusta a los datos y consecuentemente la hipótesis con mayor soporte utilizamos el porcentaje de variación explicada por cada modelo, es decir, la cantidad de variación observada que es explicada por las curvas construidas por el modelo (Ferrier et al., 2007).

3.5.1. Análisis de gradientes ambientales. Debido a que en la distribución geográfica de *Manacus manacus* existen diferentes gradientes ambientales, es posible que en alguno de estos exista una relación entre la morfología y la variación ambiental, y que no podría ser observada en los distintos modelos GDM realizados. Específicamente, dentro del total de poblaciones (Figura 4A) había suficiente información morfológica para evaluar la variación morfológica en el gradiente de precipitación del Valle del Magdalena (desde ~700 mm en el sur hasta ~4000 mm en el norte; Sandoval et al., 2017), el gradiente altitudinal que existe en la ladera oriental de la cordillera central, desde el municipio Remedios hasta el municipio de San Rafael en el departamento de Antioquia (aproximadamente desde 150 a 1350 m.s.n.m; Figura 4C), y el gradiente de precipitación que existe en el pacífico desde Buenaventura hasta el norte en el Urabá y el Cañón del río Cauca (desde ~5200 mm en el sur hasta 2000 mm en el norte; Figura 4B).

Para evaluar la variación morfológica en el gradiente de precipitación del Valle del Río Magdalena y el Pacífico utilizamos el valor del promedio de precipitación de WorldClim (Tabla 1) de las poblaciones ubicadas a lo largo del valle del Magdalena (Figura 4A y 4B). En el caso del gradiente altitudinal sacamos los valores de altitud de la capa de elevación del SRTM (Jarvis et al., 2008) para las poblaciones que se ubicaban a lo largo del gradiente (Figura 4 A y B).

Finalmente, para examinar si existía alguna relación entre las variables ambientales de los gradientes y la morfología, realizamos un análisis de componentes principales con las medidas de ala, cola, tarso y culmen expuesto por individuo, donde miramos si las características morfológicas de cada población se agrupaban según la ubicación en el gradiente ambiental.

Figura 4. Ubicación de las poblaciones utilizadas para evaluar el efecto de los distintos gradientes ambientales sobre la variación morfológica. **A)** Gradiente de precipitación del valle del Magdalena. **B)** Gradiente de precipitación del pacífico. **C)** Gradiente altitudinal al nororiente de Antioquia.



Fuente: Autor

3.6. PRUEBAS DE SOLAPAMIENTO; EQUIVALENCIA DE NICHOS Y GDM POR SUBESPECIE.

En vista que el estado taxonómico de *Manacus manacus* no está claramente definido, es posible que las subespecies *manacus* y *vitellinus* sean linajes independientes. Los distintos modelos construidos pueden estar incorporando información de dos grupos separados, lo que puede incidir en los resultados y conclusiones. Además, como se mencionó en la introducción las dos subespecies habitan en ambientes que son en parte diferentes, lo que contribuye con este problema. Por lo que, si *manacus* y *vitellinus* son grupos aislados que a su vez habitan ambientes diferentes, es probable que sus respuestas ambientales sean totalmente diferentes.

Con el fin de cuantificar las diferencias en las preferencias ambientales de las dos subespecies de *M. manacus* presentes en Colombia, realizamos una prueba de solapamiento y una de equivalencia de nicho siguiendo la metodología propuesta por Broennimann et al (2012) e implementada en el paquete ecospat de R. La prueba de solapamiento de nicho determina la distancia entre dos densidades de preferencia ambiental de dos grupos (i.e subespecies, poblaciones aisladas). La prueba de equivalencia de nicho evalúa si dos nichos son idénticos, para lo cual aleatoriza la identidad de cada ocurrencia y calcula el solapamiento con las nuevas identidades para compararlo con el solapamiento observado. Las dos pruebas fueron realizadas con las mismas localidades y variables ambientales usadas para el modelo de distribución de MaxEnt; y el test de equivalencia fue evaluado con 100 réplicas, lo que quiere decir que las identidades de las ocurrencias fueron cambiadas al azar en 100 ocasiones para comparar con el solapamiento observado. Luego de esto evaluamos las hipótesis de aislamiento para cada subespecie por separado (35 poblaciones de *manacus* y 15 de *vitellinus*) de igual forma a lo descrito en la sección anterior.

3.7. ZONAS DE CONTACTO

Debido a que no se conoce con exactitud la ubicación de las zonas de contacto entre las subespecies *manacus* y *vitellinus*, la ubicación aproximada de éstas fue determinada a partir de dos fuentes de información independiente. Primero, utilizamos las descripciones reportadas por Brumfield & Braun (2001) para estimar la longitud y ubicación de las zonas. Segundo, usamos localidades en las cuales hubieran sido reportados/colectados individuos de las dos subespecies. La zona de contacto en el pacífico, fue estimada en el municipio de Guapi en Cauca donde fueron colectados especímenes de las dos subespecies. La zona de contacto en el nor-occidente de Antioquia, fue estimada alrededor de los municipios de Ituango y Briceño a partir de reportes de individuos de ambas subespecies en localidades bastante cercanas (< 20 km) a cada lado del cañón del río Cauca (Recuadros Figura 3A).

Con el fin de evaluar el efecto de las zonas de contacto sobre la variación morfológica, agrupamos las poblaciones en dos grupos de acuerdo a su distancia al centro de la zona de contacto. Las poblaciones dentro de la zona de contacto fueron aquellas ubicadas a menos de 150 km y las poblaciones fuera de la zona aquellas ubicadas entre 150 y 300 km (Figura 3C) y calculamos la desviación estándar promedio de cada carácter (i.e. ala, cola, culmen y tarso) para cada grupo. Además, evaluamos la relación entre la variación intrapoblacional de los caracteres en conjunto (desviación estándar) y la distancia al centro de la zona de contacto mediante una regresión lineal realizada en R.

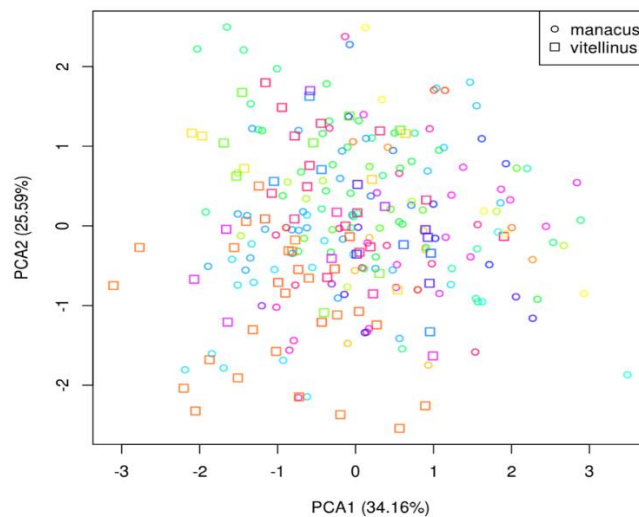
Sin embargo, para la zona de contacto del Cauca no había datos suficientes para evaluar la hipótesis, por lo tanto, solo se tuvo en cuenta la zona de contacto en Antioquia para el análisis. Para determinar el efecto de las zonas de contacto comparamos la variación (desviación estándar) en el promedio de las medidas de ala, cola, tarso y culmen expuesto de cada población en cada grupo.

4. RESULTADOS

4.1. VARIACIÓN MORFOLÓGICA.

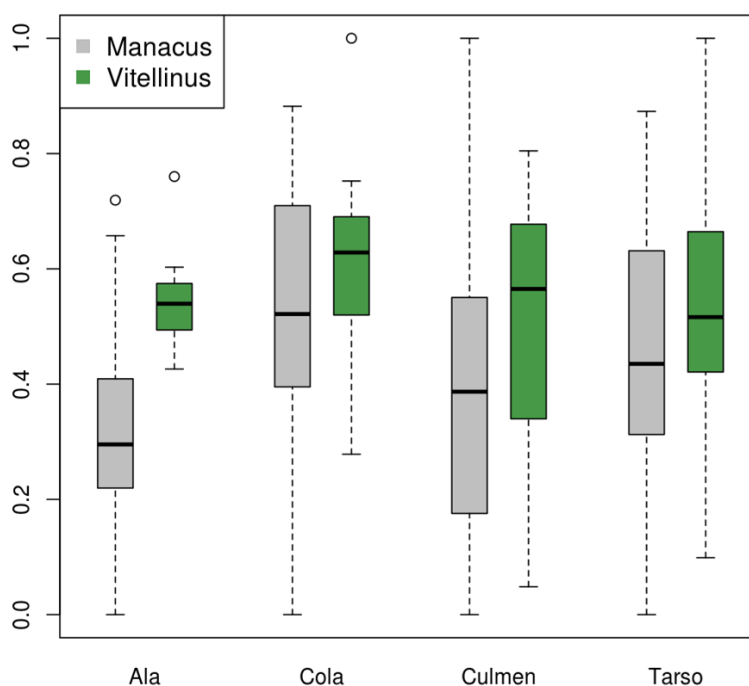
El análisis de componentes principales realizado para describir la variación interpoblacional representada en nuestros datos mostró que la variación morfológica no está estructurada entre poblaciones; no obstante, existe una leve diferencia entre subespecies. Los dos primeros componentes explicaron en conjunto el 59,75% de la variación, específicamente, el PC1 estuvo relacionado negativamente con los cuatro caracteres evaluados (i.e. Ala, Cola, Tarso y Culmen expuesto), y el PC2 estuvo relacionado positivamente con la longitud del ala y la cola, y negativamente con la longitud del tarso y el culmen expuesto (Figura 5). Al comparar la variación morfológica entre subespecies se observa que las diferencias están principalmente ligadas al tamaño del ala (Figura 6)

Figura 5. Análisis de componentes principales de los caracteres morfológicos evaluados. Los dos primeros componentes explican el 59,75% de la variación observada. Los distintos colores indican las 50 poblaciones evaluadas y la forma de los puntos indican la subespecie (*Manacus* en círculos y *vitellinus* en cuadrados).



Fuente: Autor

Figura 6. Comparación morfológica entre subespecies para los 4 caracteres evaluados. Los valores de cada carácter fueron escalados entre 0 y 1.



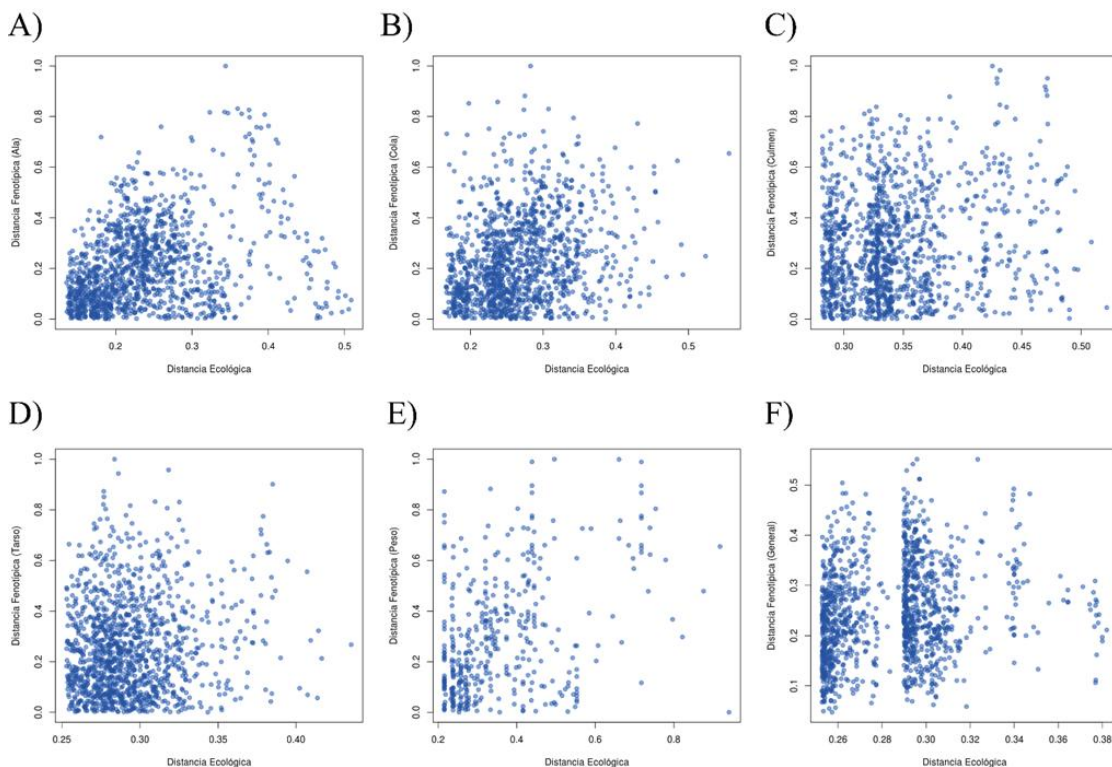
Fuente: Autor

4.2. MODELAMIENTO DE DISIMILITUD GENERALIZADA (GDM).

Los distintos modelos GDM contruidos para evaluar las hipótesis (i.e aislamiento por distancia y aislamiento por ambiente) explicaron individualmente menos del 15% de la variación fenotípica observada. Específicamente, los modelos con solo las distancias geográficas (LCP) explicaron el 0.02% de la variación de los distintos caracteres. Los resultados de los modelos con las distancias euclidianas fueron similares a los de la distancia LCP y por tanto no se muestran en la tabla 2. La variación en el ambiente entre poblaciones tampoco explicó un porcentaje considerable (1.76%) de la variación de los caracteres en conjunto, pero sí de algunos caracteres particulares. La variación en el ambiente explico un porcentaje considerable de la variación en el tamaño corporal (13.36%), seguida de la longitud de ala (7.68%) y la longitud de la cola (5.38%) (Figura 7). Si bien todas las variables ambientales usadas mostraron en algún momento estar relacionadas con la variación de los distintos caracteres, el promedio de temperatura

anual (Bio1) y el promedio de precipitación anual (Bio12) fueron las variables que estuvieron relacionadas en la mayoría de los modelos construidos para los caracteres morfológicos (Tabla 2).

Figura 7. Distancia fenotípica (eje y) en función de la distancia ecológica (eje x) para los caracteres por separado y en conjunto. A) Ala, B) Cola, C) Culmen expuesto, D) Tarso, E) Peso y F) Todos los caracteres en conjunto.



Fuente: Autor

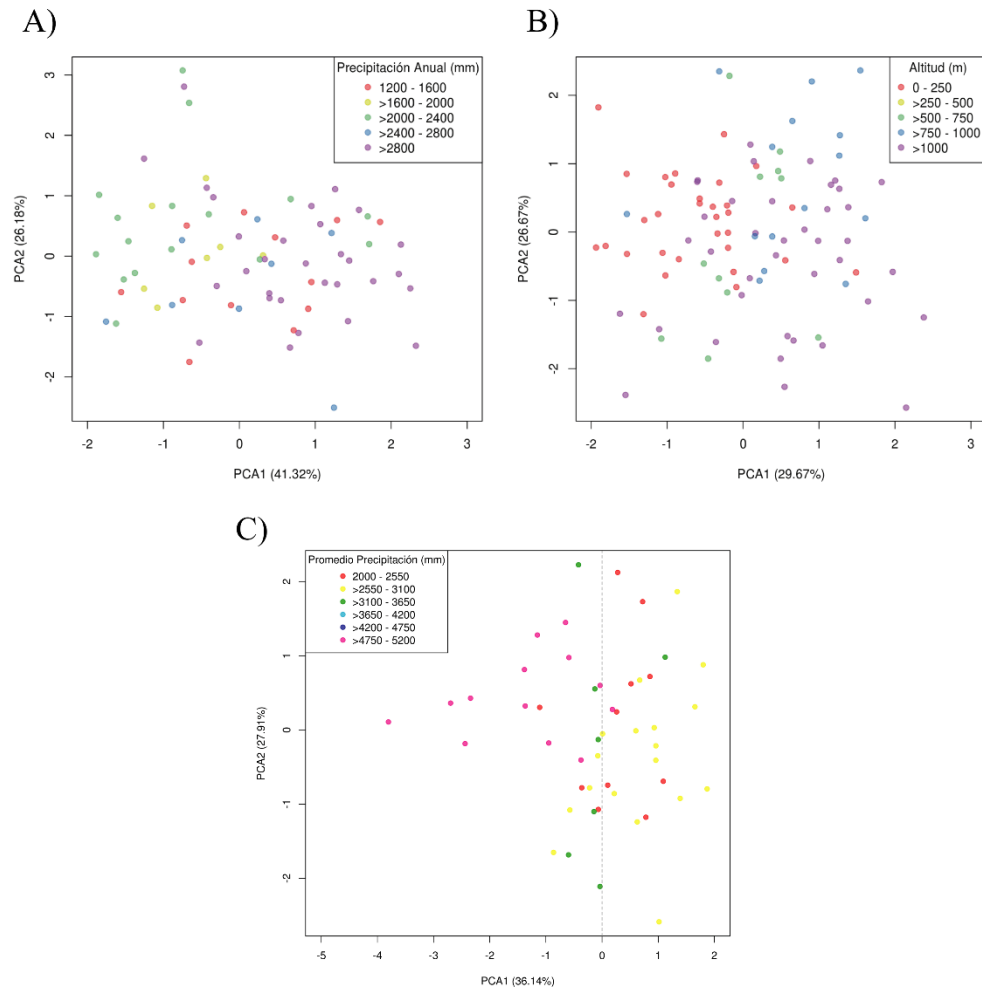
4.2.1. Análisis de gradientes ambientales. El análisis de componentes principales realizado con las poblaciones ubicadas en el gradiente de precipitación del Valle del Magdalena no mostró que la variación morfológica se agrupara según el promedio de precipitación anual de cada población (Figura 8A). No obstante, en el caso del gradiente altitudinal presente en Antioquia si existe un patrón, los individuos ubicados a una altitud entre 200 y 500 m están agrupados en su mayoría en los valores negativos del primer componente principal, el cual está relacionado negativamente con la longitud del ala, el tarso y la cola (Figura 8B). Y, por el contrario, los individuos de poblaciones ubicadas en

alturas mayores están en los valores positivos del mismo componente; por lo cual existe una relación lineal significativa ($R^2 = 0.293$, $p < 0.01$) entre el primer componente y la altitud (Figura 9A), a pesar de la gran variación existente. Lo que indica que los individuos de las poblaciones ubicadas a alturas bajas tienen en general tamaños menores que aquellos individuos de poblaciones de tierras más altas. Además, para el gradiente de precipitación del pacífico, al analizar las poblaciones de *M. m. vitellinus* encontramos que el primer componente principal, que se relacionaba positivamente con el tamaño del culmen y el tarso, y negativamente con el tamaño del ala; separaba las poblaciones ubicadas en valores de precipitación media anual por encima de 5000 mm, de aquellas ubicadas en lugares más secos (Figura 8C). Al realizar la regresión lineal entre el valor del primer componente y la precipitación media anual, encontramos que existe una relación negativa significativa ($R^2 = 0.421$, $p < 0.01$; Figura 9B). Esto indica que en las poblaciones con mayor precipitación tienden a habitar individuos con mayor longitud del ala, pero con culmen y tarso más pequeños.

Tabla 2. Resultados de los distintos modelos GDM realizados y las variables que se relacionaron en con la variación morfológica. Var. Exp es el porcentaje de variación explicada por el modelo y Var. Pred es la variable que se relacionó con la variación morfológica. Las definiciones completas de las variables pueden ser encontradas en la Tabla 1.

Caracter	Modelo General		Ambiente		Dist Geográfica
	Var. Exp (%)	Var. Pred	Var. Exp (%)	Var. Pred	Var. Exp (%)
<i>Culmen</i>	2.48	DistCost, Bio3, Bio7, Bio12	2.02	Bio3, Bio7, Bio12	0.14
<i>Tarso</i>	1.21	Bio1, Bio18	1.10	Bio1, Bio18	0
<i>Cola</i>	6.78	Bio1, Bio3, Bio7, Bio15	5.38	Bio1, Bio3, Bio7, Bio15	0.06
<i>Ala</i>	9.47	Bio1, Bio12, Bio15	7.68	Bio1, Bio12, Bio15	0.10
<i>Peso</i>	13.51	Bio1, Bio18	13.36	Bio1, Bio18	0.06
<i>Completo</i>	3.82	Bio3, Bio7, Bio12	1.76	Bio3, Bio7, Bio12	0.02

Figura 8. Resultados de los análisis de componentes principales para: A) El gradiente de precipitación del Valle del Magdalena, B) El gradiente altitudinal en el departamento de Antioquia y C) El gradiente de precipitación del pacífico.



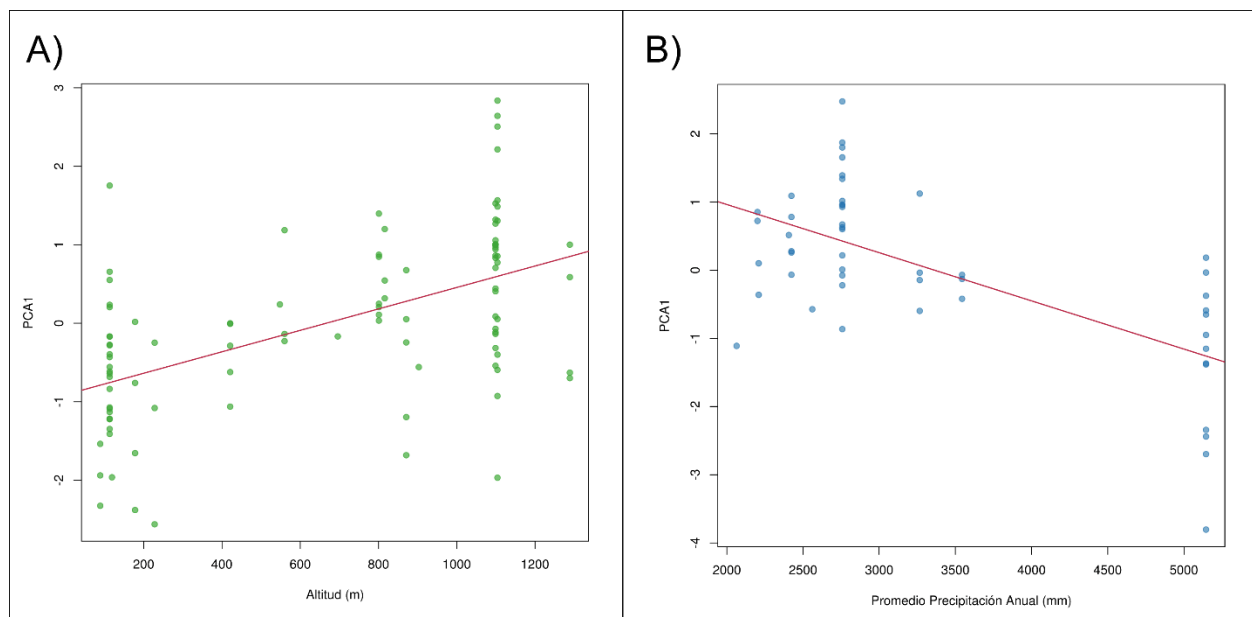
Fuente: Autor

4.3. PRUEBAS DE NICHOS Y GDM POR SUBESPECIE

4.3.1. Pruebas de solapamiento y equivalencia de nicho. La prueba de solapamiento de nicho realizada para comparar las preferencias ambientales de cada subespecie de *Manacus* en Colombia mostró que el 42.6% ($D = 0.426$) de las preferencias ambientales de cada grupo se comparten. A su vez, la prueba de equivalencia de nicho arrojó un p-valor de 0.950 lo que indica que la hipótesis nula no se rechaza y por lo tanto los nichos

de las subespecies podrían considerarse idénticos. No obstante, las diferencias en las preferencias ambientales que existen entre ambas subespecies están principalmente marcadas por características relacionadas con la estabilidad del clima (i.e. temporalidad en la precipitación, rango de temperatura ambiental) y con la precipitación; donde las poblaciones de *M. m. manacus* tienden a habitar en zonas de mayor variabilidad climática y más secas, a diferencia de *M. m. vitellinus* que tiende a estar en lugares climáticamente más estables y más húmedos (Figura 10).

Figura 9. A) Relación entre el primer componente principal de los caracteres morfológicos y la altitud para los individuos de las poblaciones a lo largo del gradiente altitudinal en Antioquia. **B)** Relación entre el primer componente principal de los caracteres morfológicos y el promedio de precipitación anual para las poblaciones de *M. m. vitellinus* ubicadas a lo largo del gradiente de precipitación del pacífico

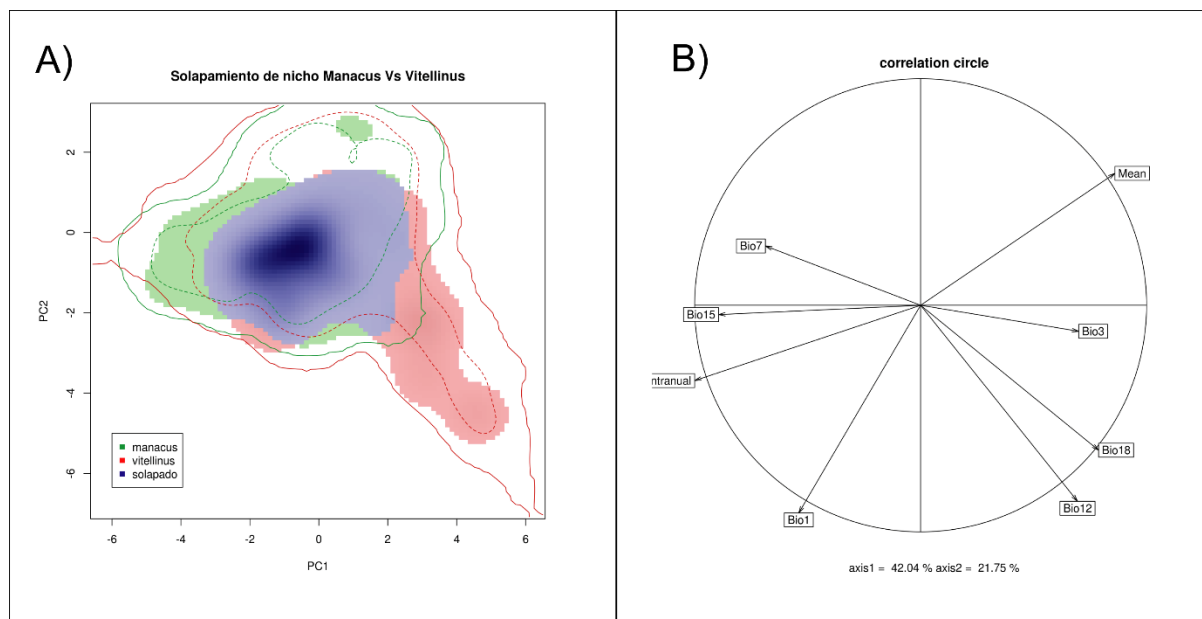


Fuente: Autor

4.3.2. Gdm por subespecie. Los resultados de los distintos modelos construidos seleccionando las poblaciones de la subespecie *M. m. manacus* (35 poblaciones) no aumentaron considerablemente respecto a los modelos hechos con la totalidad de las poblaciones. En general, las diferencias morfológicas estuvieron mayormente explicadas

por las características del ambiente y no por el grado de aislamiento geográfico (Tabla 3). La longitud del ala y el tamaño corporal fueron los caracteres que más se relacionaron con las diferencias ambientales (15.53% y 8.45% de variación explicada respectivamente), los demás modelos explicaron menos del 6% de la variación en las diferencias fenotípicas. Las variables ambientales que explicaron que se relacionaron con la variación en la mayoría de los modelos fueron la temperatura media anual (Bio1) y la precipitación media anual (Bio12).

Figura 10. Representación gráfica del solapamiento de nicho ($D= 0.4243$) para las subespecies manacus y vitellinus. En rojo el área de preferencia ambiental de vitellinus, en verde el área de manacus y en azul el área ambiental solapada; las zonas más oscuras indican mayor densidad de ocurrencias en el área solapada. **B)** Relación de los caracteres con cada uno de los componentes principales



Fuente: Autor

En el caso de los modelos realizados solamente con las poblaciones de vitellinus (15 poblaciones), la variación estuvo mayormente influenciada por las características climáticas y no por la distancia geográfica. Además, los modelos hechos para cada carácter explicaron desde el 8% hasta el 50% de la variación (Tabla 4), donde la longitud

del ala y el tamaño corporal fueron las medidas que más se relacionaron con el aislamiento ambiental (23% y 50% de variación explicada respectivamente). El rango de temperatura anual (Bio7), la precipitación anual (Bio12) y la isothermalidad (Bio3) fueron las variables ambientales que se relacionaron con las diferencias morfológicas. En el caso de la variación en el tamaño corporal, que fue el modelo con mayor soporte (50%), existe una clara relación entre el aislamiento ambiental y la disimilitud en el tamaño corporal (Figura 11A). Además, para este modelo la variable ambiental que más estuvo relacionada con las distancias fenotípicas fue la isothermalidad, donde existe una relación negativa entre el tamaño corporal y esta variable ($p < 0.01$, Figura 11B).

Tabla 3. Resultados de los distintos modelos GDM para las diferentes poblaciones de la subespecie *M. m. manacus*.

Caracter	Modelo General		Ambiente		Dist Geográfica
	Var. Exp (%)	Var. Pred	Var. Exp (%)	Var. Pred	Var. Exp (%)
<i>Culmen</i>	3.94	DistCost, Bio3	3.96	Bio3	0.02
<i>Tarso</i>	0.16	Bio1, Bio18	0.16	Bio1, Bio18	0
<i>Cola</i>	5.56	Bio1, Bio3, Bio7, Bio12, Bio15	5.56	Bio1, Bio3, Bio7, Bio15	0
<i>Ala</i>	8.45	Bio1, Bio12, Bio15	8.45	Bio1, Bio12, Bio15	0
<i>Peso</i>	15.53	Bio1, Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	13.36	Bio1, Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	0
<i>Completo</i>	0.93	Bio1, Bio12, Bio15	0.93	Bio3, Bio7, Bio12	0

4.4. ZONAS DE CONTACTO.

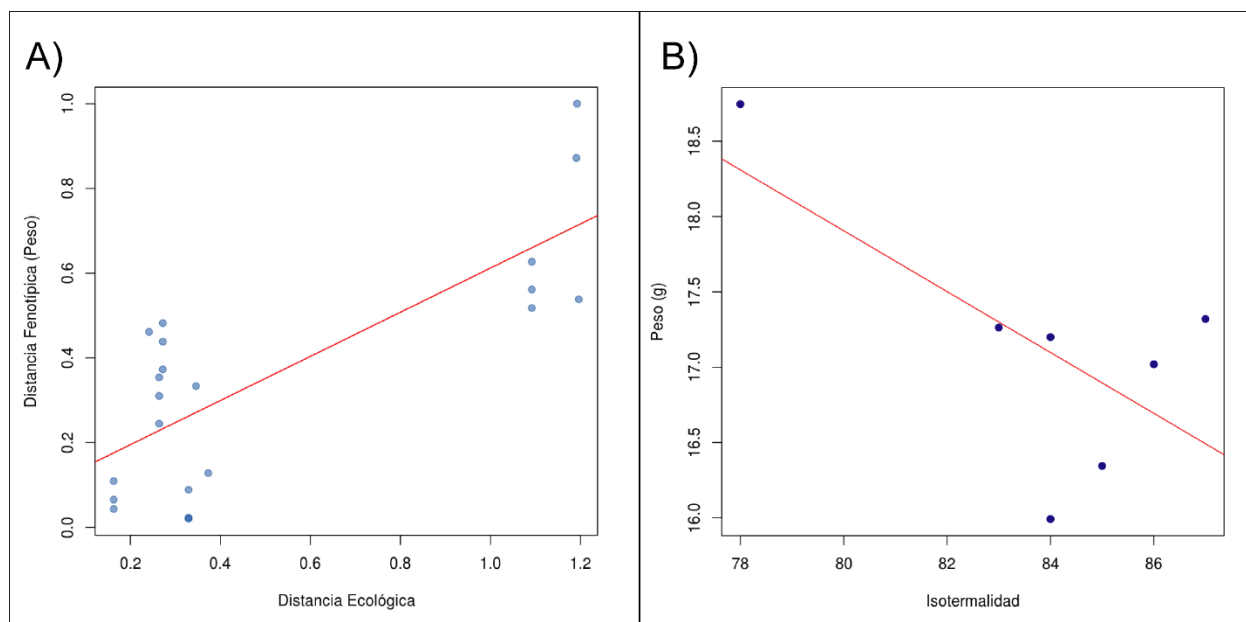
Al comparar la variación morfológica de aquellas poblaciones ubicadas en las regiones donde las subespecies *manacus* y *vitellinus* se encuentran, la variación morfológica no

se diferencia considerablemente en las poblaciones dentro de la zona de contacto, comparadas con aquellas ubicadas a más de 300 km del centro de la zona de contacto (Tabla 5, Figura 12). A su vez, no hallamos una relación significativa entre la variación morfológica y la distancia a la zona de contacto. Lo que puede indicar que en estas zonas los individuos de las subespecies se están entrecruzando dando lugar a una progenie viable.

Tabla 4. Resultados de los distintos modelos GDM para las poblaciones de la subespecie *M. m. vitellinus*.

Caracter	Modelo General		Ambiente		Dist Geográfica
	Var. Exp (%)	Var. Pred	Var. Exp (%)	Var. Pred	Var. Exp (%)
<i>Culmen</i>	8.14	Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	8.14	Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	0
<i>Tarso</i>	17.44	Bio1, Bio3, Bio7, Bio18	17.44	Bio1, Bio3, Bio7, Bio18	0
<i>Cola</i>	16.48	DistCost, Bio1, Bio7, Bio12, Bio15	14.56	Bio1, Bio7, Bio12, Bio15	2.02
<i>Ala</i>	23	Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	23	Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	0
<i>Peso</i>	50.75	Bio3, Bio7, Bio12	13.36	Bio1, Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	0
<i>Completo</i>	15.53	Bio1, Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	15.53	Bio1, Bio3, Bio7, Bio12, Bio15, Bio18	0

Figura 11. A) Relación entre las diferencias en el tamaño corporal y las distancias ambientales entre las poblaciones de *vitellinus*, el modelo GDM explicó el 50% de la variación a partir de las diferencias ambientales. **B)** Relación entre el tamaño corporal en función de la isotermalidad de las poblaciones de la subespecie *vitellinus*. Cada punto representa el valor promedio del peso en cada población. El punto en el extremo superior izquierdo hace referencia a dos poblaciones en el cañón del río Cauca, las restantes son poblaciones del pacífico colombiano.

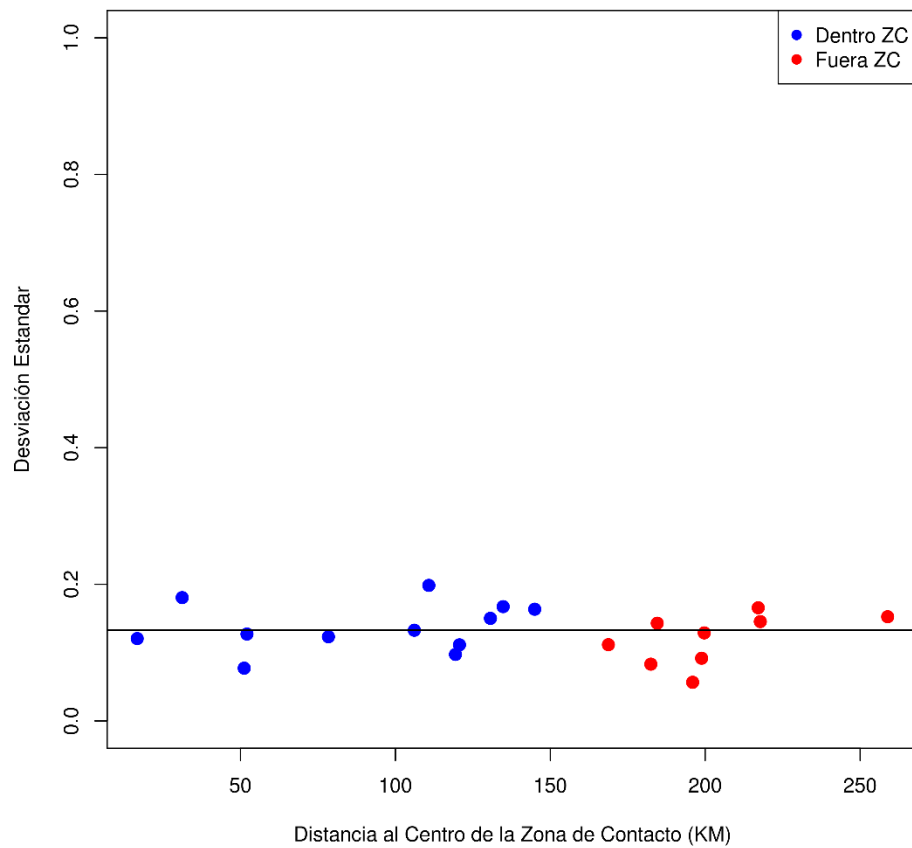


Fuente: Autor

Tabla 5. Comparación en los valores de desviación estándar del promedio de cada carácter morfológico en los dos grupos en la zona de contacto (< 150 km y >300 km).

Caracter	Dentro de ZC		Fuera de la ZC	
	SD	Promedio	SD	Promedio
Ala	± 1.96	49.95	± 1.30	51.71
Cola	± 1.80	29.03	± 0.91	30.49
Culmen	± 0.63	9.49	± 0.69	9.43
Tarso	± 0.57	20.26	± 0.57	20.44

Figura 12. Relación entre la desviación estándar de los caracteres morfológicos y la distancia al centro de la zona de contacto ($R^2 = 0.061$, p-valor = 0.8599).



Fuente: Autor

5. DISCUSIÓN

Nuestros resultados difieren de estudios similares donde si bien existe alta variación en la morfología, ésta se encuentra estructurada según características ambientales (Thomassen et al., 2010; Balsa-Dassarre et al., 2013; Benham & Witt, 2016). Una posible explicación de estos resultados tiene que ver con la historia natural de la especie; *Manacus manacus* es una especie común en diferentes tipos de bosque de tierras bajas, desde selvas de galería hasta bordes de parches de bosque, donde es común encontrarlo formando leks (Palacio, 2013; Snow, 2017a). Lo anterior sugiere que esta especie tiene alta capacidad de colonización en diferentes bosques de tierras bajas que pueden tener condiciones climáticas diferentes; tal como se muestra en la prueba de solapamiento de nicho realizada, donde las preferencias de clima de la especie están generalmente agrupadas en zonas de alta variabilidad climática (Figura 10). Sumado a esto, *M. manacus* tiene una alta capacidad para dispersarse comparada con otras especies que habitan los estratos medios del bosque. *M. manacus* como otras especies de pípridos y nectarívoros son capaces de atravesar cuerpos de agua de más de 300 m de longitud a diferencia de otras especies de baja dispersión como *Mirmeciza exsul* cuya capacidad de vuelo no supera los 100 m (Moore et al., 2008). De tal modo que es probable que en gran parte de su rango de distribución en Colombia no existan presiones de selección que promuevan el desarrollo de variantes morfológicas por aislamiento ambiental; y por otro lado su capacidad de dispersión hace probable el movimiento de individuos entre poblaciones a lo largo de su distribución en Colombia evitando el desarrollo de un patrón de aislamiento por distancia.

Cuando realizamos el análisis de la zona de contacto en el departamento de Antioquia, encontramos que la variación morfológica al interior de poblaciones es similar en aquellas poblaciones situadas cerca de ésta comparada con aquellas poblaciones fuera de la zona (Figura 17, Tabla 5), aun cuando la variación en coloración es bastante marcada entre las subespecies. Es posible que este patrón en la morfología corresponda a un proceso de homogenización mediado por la alta tasa de entrecruzamiento entre los

grupos (Key, 1968). En este sentido, este resultado corresponde con lo hallado por Brumfield & Braun (2001) para la zona híbrida entre *M. m. vitellinus* y *M. m. candei* en Panamá, donde las subespecies eran morfológicamente muy similares y existía entrecruzamiento que estaba mediado en ese caso, por selección sexual (McDonald et al., 2001). Esto indica que esta aparente homogenización sumada al efecto de la dispersión y la historia natural de la especie parece estar limitando claramente el patrón de variación morfológica en esta zona (Figura 7), lo que evita desarrollo de procesos de aislamiento que podrían llevar a eventos de diversificación.

Por otra parte, cuando analizamos la variación morfológica en diferentes gradientes ambientales dentro de la distribución de la especie, encontramos que en uno de los casos hay una clara relación entre el ambiente y la morfología. En el gradiente altitudinal del oriente de Antioquia hallamos que a alturas mayores habitan individuos de mayor tamaño en comparación con aquellos que se ubican en tierras bajas (Figura 9A). Este patrón es consistente con la regla de James debido a que en alturas elevadas la temperatura es menor que en tierras bajas, por lo que aquellos individuos ubicados a elevaciones menores disminuyen su talla incrementando la relación superficie-volumen y perder calor manera eficiente (James, 1970; Yamamoto et al., 2016).

A su vez, cuando evaluamos la relación entre la morfología y el ambiente en el gradiente de precipitación a lo largo del pacífico (Figura 4B), encontramos que existe una relación negativa entre el primer componente principal y la precipitación media anual (Figura 9B); lo que quiere decir que en las poblaciones con mayor precipitación habitan individuos con mayor tamaño del ala y menor tamaño del culmen expuesto y el tarso. Aunque este componente solo explica el 30% de la variación, es posible que esta relación sea evidencia de que en esta parte de la distribución si existen presiones de selección local relacionadas a la precipitación que estén promoviendo el desarrollo de adaptaciones morfológicas. No obstante, las poblaciones en la parte sur del gradiente están a su vez influenciadas por la zona de contacto en el departamento del Cauca, de modo que es posible que el fenotipo esté relacionado con las poblaciones de la zona de contacto y no sean necesariamente reflejo del efecto del gradiente. Es necesario aumentar el muestreo

en esta zona para determinar claramente la relación entre el fenotipo y el ambiente en esta zona.

Al analizar el gradiente de precipitación del valle del Magdalena no encontramos una asociación entre la morfología y el ambiente. Este resultado concuerda con estudios anteriores (Sandoval et al 2017) que han demostrado un alto grado de flujo genético a lo largo de este gradiente. Al analizar cuatro especies de aves passeriformes, Sandoval y colaboradores (2017) explican la baja diferenciación genética de las poblaciones distribuidas a lo largo del valle del Magdalena por medio de la capacidad de dispersión de las especies analizadas y la reciente formación del gradiente de precipitación (Aprox. 12.000 años) (Haffer, 1967). Por tanto, probablemente el reciente origen de las poblaciones de *Manacus* en el bosque seco del valle del Magdalena además de su capacidad de dispersión, esté retrasando la formación de una relación entre la variabilidad morfológica con la precipitación en estas localidades (Cadena et al., 2016).

A partir de los resultados del análisis de gradientes ambientales, podemos decir que en espacios ambientales determinados existe variación morfológica asociada al ambiente. Al parecer a pesar de la alta capacidad de dispersión de la especie, el gradiente altitudinal representa un escenario de presiones de selección fuertes que pueden estar promoviendo la diferenciación al contrarrestar el efecto de dispersión de individuos a lo largo del gradiente (Phillimore et al., 2006). Esto es consistente con lo hallado por Chaves y colaboradores (2007) en *Adelomyia melanogenys* donde la variación en el pico está relacionada con diferencias ambientales entre los hábitats de tierras bajas y tierras altas. Otro ejemplo de diferenciación a lo largo de gradientes de elevación en aves passeriformes es el presentado por Caro y colaboradores (2013). En este caso, *Henicorhina leucophrys* muestra una relación negativa entre el tamaño corporal, el tamaño del pico y la altitud. Esto indica que es posible que este patrón de diferenciación altitudinal sea más común de lo que se ha reportado, lo que hace necesario realizar estudios enfocados en esta clase de escenarios.

Al separar las poblaciones por subespecie y construir los mismos modelos GDM encontramos que el soporte de estos aumentó en todos los casos, especialmente para las poblaciones de *M. m. vitellinus* (Tablas 2 y 3); donde encontramos una relación negativa entre la isothermalidad y el tamaño corporal (Figura 16). Este resultado se relaciona con lo hallado por Benham & Witt (2016), donde la estacionalidad del ambiente se relacionó negativamente con el tamaño del pico en poblaciones de *Metallura tyrianthina*. Nuestros análisis sugieren, que variables climáticas o factores ecológicos relacionados con el clima parecen estar influenciando de forma más fuerte la variación morfológica de *M. m. vitellinus*. Sin embargo, está relación presente en las poblaciones de *M. m. vitellinus* al igual que los resultados del gradiente de precipitación del pacífico, pueden estar influenciados por el efecto de la zona de contacto. En este caso, las poblaciones ubicadas en el cañón del río Cauca, que claramente están marcando la relación (Figura 11B), pueden estar no solo influenciadas por el gradiente ambiental, sino también por los eventos de hibridación que posiblemente están ocurriendo en esta zona. Es importante analizar como nuestros resultados pueden aportar luces acerca del estado taxonómico de *M. manacus*. Respecto a esto, y como mencionamos anteriormente no existe un consenso a la hora de clasificar a *M. manacus* como una sola especie o asignar a cada subespecie el estatus de linaje independiente. A la fecha, los estudios realizados muestran relaciones filogenéticas más estrechas entre subespecies que entre poblaciones de una misma subespecie, lo que lleva a que no puedan ser tratadas como linajes independientes; aunque existan claras diferencias en los patrones de coloración (Bruemfield & Braun, 2001), algunas en la morfología como se muestra en este trabajo y en las preferencias ambientales donde casi la mitad de las preferencias ambientales entre *manacus* y *vitellinus* no se comparten (Figura 10). Sumado a esto, el análisis de la zona de contacto sugiere que existe una alta tasa de entrecruzamiento entre las subespecies que habitan en Colombia. Por lo tanto, pese a que existen procesos de diferenciación actuando en diferentes poblaciones de las subespecies, los procesos de hibridación evitan que exista una diferenciación completa entre subespecies que lleve a que sean clasificadas como entidades evolutivamente independientes.

Existen diferentes aspectos a considerar de acuerdo a las hipótesis planteadas y los resultados: Aunque el número de poblaciones evaluadas es alto en comparación con otros estudios similares (Thomassen et al., 2009, Baldassarre et al., 2013) y una gran parte de la distribución trans-andina de *M. manacus* fue abarcada (Figura 3), existen zonas del espacio ambiental ocupado por *M. manacus* donde no fue posible obtener muestras suficientes, especialmente en la distribución de *M. m. vitellinus* (región del pacífico). Aunque geográficamente no representa una región considerable dentro de la distribución de la especie, la región del pacífico colombiano, ambientalmente presenta gran variación que podría tener una influencia fuerte sobre el patrón general de variación morfológica en esta especie. Esta falta de muestreo impidió, además, evaluar el efecto de la zona de contacto en el departamento del Cauca sobre la variación morfológica de *M. manacus* (Figura 3). A pesar de que en la totalidad del rango de distribución de *Manacus* la morfología no se relacionó considerablemente con la variación ambiental y el aislamiento geográfico, es posible que a nivel genético exista un patrón que apoye nuestras hipótesis, por lo que se hace necesario evaluar conjuntamente los aspectos morfológicos y genéticos para responder este tipo de preguntas de manera más concisa.

6. CONCLUSIONES

Nuestros resultados sugieren que ni el ambiente ni la distancia geográfica tienen un efecto fuerte sobre la alta variabilidad morfológica que presenta *Manacus manacus* en la totalidad de su distribución en Colombia. No obstante, en gradientes ambientales específicos y al separar el análisis por subespecie, encontramos que las características ambientales tienen un efecto sobre la diferenciación morfológica de las poblaciones.

Por otro lado, a pesar de que solo fue posible evaluar una zona de contacto, dentro de esta la variación morfológica es similar a la de poblaciones que no están cerca de la zona de contacto, lo que sugiere que existe una alta tasa de entrecruzamiento entre las dos subespecies.

RECOMENDACIONES

Es necesario resaltar que este trabajo es el primer intento por describir el patrón de variación morfológica de *M. manacus* a lo largo de su distribución y en las zonas de contacto en Colombia. Por tanto, resaltamos la importancia de realizar estudios adicionales que busquen caracterizar genética y fenotípicamente las distintas zonas de contacto entre las subespecies de *Manacus* en busca de dilucidar los distintos fenómenos que han dado origen y han mantenido estas zonas. Y así aportar luces a su estado taxonómico.

A futuro sería recomendable evaluar las hipótesis de aislamiento y el efecto de las zonas de contacto sobre la variabilidad genética de la especie. Además, podría ser interesante incluir información de las dos subespecies restantes (*M. m. candei* y *M. m. aurantiacus*), para determinar lo que sucede en la totalidad de la distribución de la especie. Finalmente, a la hora de trabajar con datos de morfología la mejor opción sería hacerlo con datos recientes, para poder incluir variables ambientales más recientes dentro del modelo (i.e. cobertura vegetal, nubosidad, humedad).

REFERENCIAS

Arnold, M. L. (1997). Natural hybridization and evolution. Oxford University Press.

Baldassarre, D. T., Thomassen, H. A., Karubian, J., & Webster, M. S. (2013). The role of ecological variation in driving divergence of sexual and non-sexual traits in the red-backed fairy-wren (*Malurus melanocephalus*). *BMC Evolutionary Biology*, 13(1), 75. <http://doi.org/10.1186/1471-2148-13-75>.

BirdLife International (2016) Species factsheet: *Manacus manacus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 23/09/2016.

BirdLife International (2016) Species factsheet: *Manacus vitellinus*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 23/09/2016.

Bolnick, D. I., Snowberg, L. K., Patenia, C., Stutz, W. E., Ingram, T., & Lau, O. L. (2009). Phenotype-dependent native habitat preference facilitates divergence between parapatric lake and stream stickleback. *Evolution*, 63(8), 2004–2016. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00699.x>.

Bright, J. A., Marugán-Lobón, J., Cobb, S. N., & Rayfield, E. J. (2016). The shapes of bird beaks are highly controlled by nondietary factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(19), 5352–5357. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602683113>.

Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481–497. <http://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00698.x>.

- Brumfield, R. T., & Braun, M. J. (2001). Phylogenetic relationships in bearded manakins (Pipridae : Manacus) indicate that male plumage color is a misleading taxonomic marker. *Condor*, 103(2), 248–258.
- Burney, C. W., & Brumfield, R. T. (2009). Ecology predicts levels of genetic differentiation in neotropical birds. *The American Naturalist*, 174(3), 358–368. <http://doi.org/10.1086/603613>.
- Cadena, C. D., Pedraza, C. A., & Brumfield, R. T. (2016). Climate, habitat associations and the potential distributions of Neotropical birds: Implications for diversification across the Andes. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas Y Naturales*, 40(155), 275–287 <http://doi.org/10.18257/RACCEFYN.280>.
- Caro, L. M., Caycedo-Rosales, P. C., Bowie, R. C. K., Slabbekoorn, H., & Cadena, C. D. (2013). Ecological speciation along an elevational gradient in a tropical passerine bird? *Journal of Evolutionary Biology*, 26(2), 357–374. <http://doi.org/10.1111/jeb.12055>.
- Chaves, J. A., Pollinger, J. P., Smith, T. B., & LeBuhn, G. (2007). The role of geography and ecology in shaping the phylogeography of the speckled hummingbird (*Adelomyia melanogenys*) in Ecuador. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 795–807. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.11.006>.
- Chaves, J. A., Cooper, E. A., Hendry, A. P., Podos, J., De León, L. F., Raeymaekers, J. A. M., Uy, J. A. C. (2016). Genomic variation at the tips of the adaptive radiation of Darwin's finches. *Molecular Ecology*, 25(21), 5282–5295. <http://doi.org/10.1111/mec.13743>
- Cheviron, Z. A., Whitehead, A., & Brumfield, R. T. (2008). Transcriptomic variation and plasticity in rufous-collared sparrows (*Zonotrichia capensis*) along an altitudinal

gradient. *Molecular Ecology*, 17(20), 4556–4569. <http://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03942.x>.

Claramunt, S., Derryberry, E. P., Remsen, J. V., & Brumfield, R. T. (2012). High dispersal ability inhibits speciation in a continental radiation of passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1733), 1567–1574. <http://doi.org/10.1098/rspb.2011.1922>

Doebeli, M., & Dieckmann, U. (2003). Speciation along environmental gradients. *Nature*, 421(6920), 259-264.

Domisch, S., Amatulli, G., and Jetz, W. (2015) Near-global freshwater-specific environmental variables for biodiversity analyses in 1 km resolution. *Scientific Data* 2:150073 doi:10.1038/sdata.2015.73.

Endler, J. A. (1977). Geographic variation, speciation, and clines. *Monographs in Population Biology*, 10, 1–246.

Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 13(3), 252–264. <http://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00341.x>.

Fjeldsa, J. (1983). Ecological character displacement and character release in greges Podicipedidae. *Ibis*, 125(4), 463–481. <http://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1983.tb03142.x>.

Haffer, J. (1967). Speciation in Colombian forest birds west of Andes. *Novitates Zoologicae*, 2294(2294), 1–57.

- Harrison, R. G. (1990). Hybrid zones: windows on evolutionary process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7, 69–128.
- Harrison, R. G., & Larson, E. L. (2016). Heterogeneous genome divergence, differential introgression, and the origin and structure of hybrid zones. *Molecular ecology*.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978. <http://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- James, F. C. (1970). Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate. *Ecology*, 51(3), 365–390. <http://doi.org/10.2307/1935374>.
- Jarvis, A., H.I. Reuter, A. Nelson, E. Guevara, 2008, Hole-filled SRTM for the globe Version 4, available from the CGIAR-CSI SRTM 90m Database: <http://srtm.csi.cgiar.org>.
- Kadmon, R., Farber, O., & Danin, A. (2004). Effect of roadside bias on the accuracy of predictive maps produced by bioclimatic models. *Ecological Applications*, 14(2), 401–413. [https://doi.org/Doi 10.1890/02-5364](https://doi.org/Doi%2010.1890/02-5364).
- Kozak, K. H., & Wiens, J. J. (2006). Does niche conservatism promote speciation? A case study in North American salamanders. *Evolution*, 60(12), 2604-2621.
- Kozak, K. H., Graham, C. H., & Wiens, J. J. (2008). Integrating GIS-based environmental data into evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 141–8. <http://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.001>.
- Kramer-Schadt, S., Niedballa, J., Pilgrim, J. D., Schrader, B., Lindenborn, J., Reinfelder, V., Wilting, A. (2013). The importance of correcting for sampling bias in MaxEnt

species distribution models. *Diversity and Distributions*, 19(11), 1366–1379.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12096>.

Kruuk, L. E. B., Baird, S. J. E., Gale, K. S., & Barton, N. H. (1999). A comparison of multilocus clines maintained by environmental adaptation or by selection against hybrids. *Genetics*, 153(4), 1959–1971. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10581299>.

Laliberté, E., and P. Legendre (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305.

Lanyon, S. M., & Omland, K. E. (1999). A Molecular Phylogeny of the Blackbirds (Icteridae): Five Lineages Revealed by Cytochrome-B Sequence Data. *The Auk*, 116(3), 629–639. <http://doi.org/10.2307/4089324>.

Laursen, K., & Møller, A. P. (2016). Your tools disappear when you stop eating: phenotypic variation in gizzard mass of eiders. *Journal of Zoology*, 299(3), 213–220. <http://doi.org/10.1111/jzo.12337>.

Magurran, A. E., & McGill, B. J. (2011). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press.

Mayr E (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.

McDonald, D. B., Clay, R. P., Brumfield, R. T., & Braun, M. J. (2001). Sexual selection on plumage and behavior in an avian hybrid zone: experimental tests of male-male interactions. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 55(7), 1443–51. <http://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00664.x>.

- McKechnie, A. E., Freckleton, R. P., & Jetz, W. (2006). Phenotypic plasticity in the scaling of avian basal metabolic rate. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 273(1589), 931–937. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3415>.
- Milá, B., Wayne, R. K., & Smith, T. B. (2008). Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the yellow-rumped warbler (*Dendroica coronata*). *The Condor*, 110(2), 335-344. <http://dx.doi.org/10.1525/cond.2008.8396>.
- Moore, R. P., Robinson, W. D., Lovette, I. J., & Robinson, T. R. (2008). Experimental evidence for extreme dispersal limitation in tropical forest birds. *Ecology Letters*, 11(9), 960–968. <http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01196.x>
- Morales-rozo, A. (2014). Origin and cross-century dynamics of an avian hybrid zone. *PLoS Genet*, 7(9), 1–30. <http://doi.org/10.1101/012856>.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933. [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2).
- Palacio, Rubén. 2013. Saltarín Barbiblanco (*Manacus manacus*). Wiki Aves Colombia. (C. Arango, Editor). Universidad ICESI. Cali. Colombia. http://www.icesi.edu.co/wiki_aves_colombia/tiki-index.php?page_ref_id=1076.
- Pebesma, E.J., R.S. Bivand, 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5 (2).
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259. <http://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>.

Price, T. (2008). Speciation in birds. Roberts and Co.

Remsen, J. V., Jr., J. I. Areta, C. D. Cadena, S. Claramunt, A. Jaramillo, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz, and K. J. Zimmer. Version [2016]. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>.

Rhymer, J. M. (1992). An experimental study of geographic variation in avian growth and development. *Journal of Evolutionary Biology*, 5(2), 298–306.
<http://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1992.5020289.x>

Ribas, C. C., Gaban-Lima, R., Miyaki, C. Y., & Cracraft, J. (2005). Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *Journal of Biogeography*, 32(8), 1409–1427.
<http://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01289.x>

Ritchie, M. G., Kidd, D. M., & Gleason, J. M. (2001). Mitochondrial DNA variation and GIS analysis confirm a secondary origin of geographical variation in the bushcricket *Ephippiger ephippiger* (Orthoptera: Tettigoniidae), and resurrect two subspecies. *Molecular ecology*, 10(3), 603-611.

Robinson, N., Regetz, J., and Guralnick, R. P. (2014). EarthEnv-DEM90: A nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 87:2014, 57-67. Available at
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0924271613002360>.

Rosenblum, E. B. (2006). Convergent Evolution and Divergent Selection : Lizards at the White Sands Ecotone, 167(1), 1–15.

- Sandoval-H, J., Gómez, J. P., & Cadena, C. D. (2017). Is the largest river valley west of the Andes a driver of diversification in Neotropical lowland birds? *The Auk*, 134(1), 168–180. <http://doi.org/10.1642/AUK-16-91.1>.
- Seehausen, O., Terai, Y., Magalhaes, I., Carleton, K., Mrosso, H., Miyagi, R., ... Okada, N. (2008). Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature*, 455(2), 620–627. <http://doi.org/10.1038/nature07285>.
- Sexton, J. (2013). Genetic isolation or environmental distance: with pattern of gene flow is most common. *Evolution*, (September), 1–45. <http://doi.org/10.1111/evo.12258>.
- Schluter, D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution*. [http://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02198-x](http://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02198-x).
- Schluter, D. (2009). Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative. *Science*, 323(5915).
- Slatkin, M. (1993). Isolation by Distance in Equilibrium and Non-Equilibrium Populations. *Evolution*, 47(1), 264–279. <http://doi.org/10.2307/2410134>.
- Snow, D. (2017a). White-bearded Manakin (*Manacus manacus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/57093> on 18 May 2017).
- Snow, D. (2017). Golden-collared Manakin (*Manacus vitellinus*). In: del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/57092> on 18 May 2017).

- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., ... Brumfield, R. T. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature*, 515(SEPTEMBER), 1–8. <http://doi.org/10.1038/nature13687>.
- Thomassen, H. A., Buermann, W., Milá, B., Graham, C. H., Cameron, S. E., Schneider, C. J., Smith, T. B. (2010a). Modeling environmentally associated morphological and genetic variation in a rainforest bird, and its application to conservation prioritization. *Evolutionary Applications*, 3(1), 1–16. <http://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2009.00093.x>
- Tieleman, B. I., Williams, J. B., & Bloomer, P. (2003a). Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1511), 207–214. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2205>.
- Tieleman, B. I., Williams, J. B., Buschur, M. E., & Brown, C. R. (2003b). Phenotypic variation of larks along an aridity gradient: Are desert birds more flexible? *Ecology*, 84(7), 1800–1815. [https://doi.org/10.1890/0012-6588\(2003\)084\[1800:PVOLAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-6588(2003)084[1800:PVOLAA]2.0.CO;2)
- Tuanmu, M.-N. and W. Jetz. (2014). A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling. *Global Ecology and Biogeography* 23(9): 1031-1045.
- Tuanmu, M.-N. and W. Jetz. (2015) A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modeling. *Global Ecology and Biogeography*. DOI: 10.1111/geb.12365.
- Van Etten, J. (2012). R Package gdistance: Distances and Routes on Geographical Grids. Technical report, gdistance vignette.

- Wang, I. J., & Bradburd, G. S. (2014). Isolation by environment. *Molecular Ecology*.
<http://doi.org/10.1111/mec.12938>.
- Weir, J. T., Faccio, M. S., Pulido-Santacruz, P., Barrera-Guzmán, A. O., & Aleixo, A. (2015). Hybridization in headwater regions, and the role of rivers as drivers of speciation in Amazonian birds. *Evolution*, 69(7), 1823–1834.
<http://doi.org/10.1111/evo.12696>.
- Winger, B. M., & Bates, J. M. (2015). The tempo of trait divergence in geographic isolation: Avian speciation across the Marañón Valley of Peru. *Evolution*, 69(3), 772–787. <http://doi.org/10.1111/evo.12607>
- Wilson, A. M., & Jetz, W. (2016). Remotely Sensed High-Resolution Global Cloud Dynamics for Predicting Ecosystem and Biodiversity Distributions. *PLoS Biology*, 14(3), e1002415. <http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002415>.
- Wright, S. (1943). Isolation by distance. *Genetics*, 28(2), 114.
- Yamamoto, T., Kohno, H., Mizutani, A., Yoda, K., Matsumoto, S., Kawabe, R., ... Takahashi, A. (2016). Geographical variation in body size of a pelagic seabird, the streaked shearwater *Calonectris leucomelas*. *Journal of Biogeography*, 43(4), 801–808. <http://doi.org/10.1111/jbi.12654>.

ANEXOS

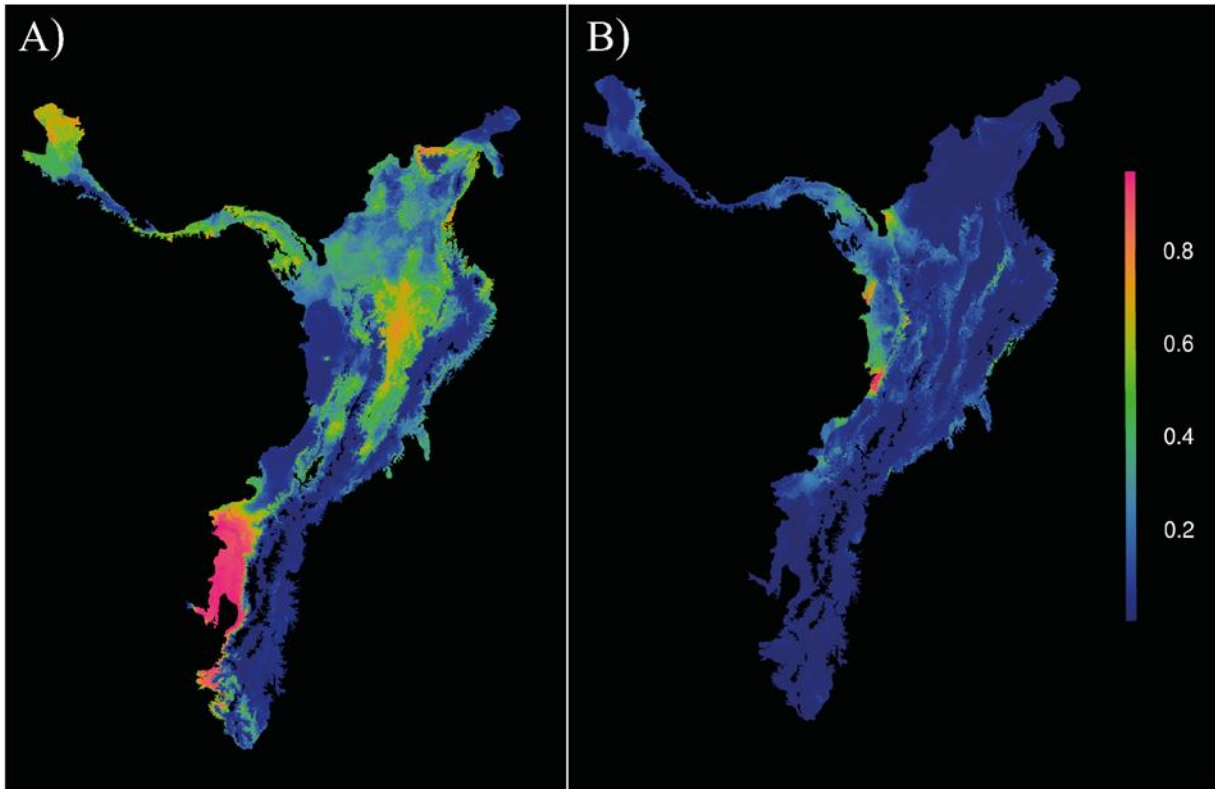
Anexo A. Grupos de investigación que aportaron datos morfológicos de distintas poblaciones.


Grupo de Investigación	Entidad	Proyecto
Laboratorio de Ecología y Evolución de Vertebrados	Universidad de Antioquia	Aves de Hidroituango, Aves del Embalse de San Rafael ISAGEN
Laboratorio de Conservación de Ecosistemas	Universidad de Florida	Influencia del ecotono bosque seco - bosque húmedo sobre la diferenciación de poblaciones de aves de tierras bajas
Departamento de Biología	Universidad ICESI	Proyecto Gradientes (Gustavo Londoño)
Laboratorio de Investigación en Zoología	Universidad del Tolima	Programa de Monitoreo de Aves Universidad del Tolima

Anexo B. Lista de las distintas colecciones biológicas visitadas.

Colección biológica	Municipio
Museo de la Universidad de Antioquia	Medellín
Museo de la Salle (ITM sede Boston)	Medellín
Colección biológica Universidad Nacional	Bogotá
Colección Universidad de la Salle	Bogotá
Colección biológica Universidad de los Andes	Bogotá
Colección de la Pontificia Universidad Javeriana	Bogotá
Colección biológica en seco del Instituto Alexander Von Humbolt	Villa de Leyva
Colección zoologica de la Universidad del Tolima	Ibagué

Anexo C. Predicción de ocurrencia de los modelos de nicho de: **a)** *manacus* y **b)** *vitellinus*. Lugares de colores cálidos indican mayor probabilidad de ocurrencia. El valor de AUC (área debajo de la curva) fue de 0.872 para el modelo de M. m *manacus* y de 0.838 para M. m. *vitellinus*.



 Universidad del Tolima	PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 1 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 03
		Fecha Aprobación: 15 de Febrero de 2017

Los suscritos:

CHRISTIAN CAMILO MORALES LUGO	con C.C N°	1110.558.990
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____
_____	con C.C N°	_____

Manifiesto (an) la voluntad de:

Autorizar ☒

No Autorizar ☐ **Motivo:** _____


La consulta en físico y la virtualización de **mi OBRA**, con el fin de incluirlo en el repositorio institucional de la Universidad del Tolima. Esta autorización se hace sin ánimo de lucro, con fines académicos y no implica una cesión de derechos patrimoniales de autor.

Manifestamos que se trata de una OBRA original y como de la autoría de LA OBRA y en relación a la misma, declara que la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA, se encuentra, en todo caso, libre de todo tipo de responsabilidad, sea civil, administrativa o penal (incluido el reclamo por plagio).

Por su parte la UNIVERSIDAD DEL TOLIMA se compromete a imponer las medidas necesarias que garanticen la conservación y custodia de la obra tanto en espacios físico como virtual, ajustándose para dicho fin a las normas fijadas en el Reglamento de Propiedad Intelectual de la Universidad, en la Ley 23 de 1982 y demás normas concordantes.

La publicación de:

Trabajo de grado	<input checked="" type="checkbox"/>	Artículo	<input type="checkbox"/>	Proyecto de Investigación	<input type="checkbox"/>
Libro	<input type="checkbox"/>	Parte de libro	<input type="checkbox"/>	Documento de conferencia	<input type="checkbox"/>
Patente	<input type="checkbox"/>	Informe técnico	<input type="checkbox"/>		
Otro: (fotografía, mapa, radiografía, película, video, entre otros)					<input type="checkbox"/>

 Universidad del Tolima	PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 2 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 03
		Fecha Aprobación: 15 de Febrero de 2017

Producto de la actividad académica/científica/cultural en la Universidad del Tolima, para que con fines académicos e investigativos, muestre al mundo la producción intelectual de la Universidad del Tolima. Con todo, en mi condición de autor me reservo los derechos morales de la obra antes citada con arreglo al artículo 30 de la Ley 23 de 1982. En concordancia suscribo este documento en el momento mismo que hago entrega del trabajo final a la Biblioteca Rafael Parga Cortes de la Universidad del Tolima.

De conformidad con lo establecido en la Ley 23 de 1982 en los artículos 30 “...Derechos Morales. El autor tendrá sobre su obra un derecho perpetuo, inalienable e irrenunciable” y 37 “...Es lícita la reproducción por cualquier medio, de una obra literaria o científica, ordenada u obtenida por el interesado en un solo ejemplar para su uso privado y sin fines de lucro”. El artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, “los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores” y en su artículo 61 de la Constitución Política de Colombia.

- Identificación del documento:

Título completo: **VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *MANACUS MANACUS* EN COLOMBIA: ¿INTERACCIÓN ENTRE AISLAMIENTO Y AMBIENTE?.**

- Trabajo de grado presentado para optar al título de:

BIÓLOGO


- Proyecto de Investigación correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

- Informe Técnico correspondiente al Programa (No diligenciar si es opción de grado “Trabajo de Grado”):

- Artículo publicado en revista:

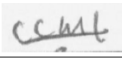
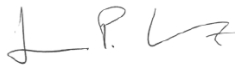

- Capítulo publicado en libro:

- Conferencia a la que se presentó:

 Universidad del Tolima	PROCEDIMIENTO DE FORMACIÓN DE USUARIOS AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL	Página 3 de 3
		Código: GB-P04-F03
		Versión: 03
		Fecha Aprobación: 15 de Febrero de 2017

Quienes a continuación autentican con su firma la autorización para la digitalización e inclusión en el repositorio digital de la Universidad del Tolima, el:

Día: **27** Mes: **Noviembre** Año: **2017**

Autores:		Firma		
Nombre:	Christian Camilo Morales Lugo		C.C.	1110.558.990
Nombre:	Juan Pablo Gómez Echeverri		C.C.	80.040.613
Nombre:	Juan Luis Parra Vergara		C.C.	72.224.676
Nombre:			C.C.	

El autor y/o autores certifican que conocen las derivadas jurídicas que se generan en aplicación de los principios del derecho de autor.